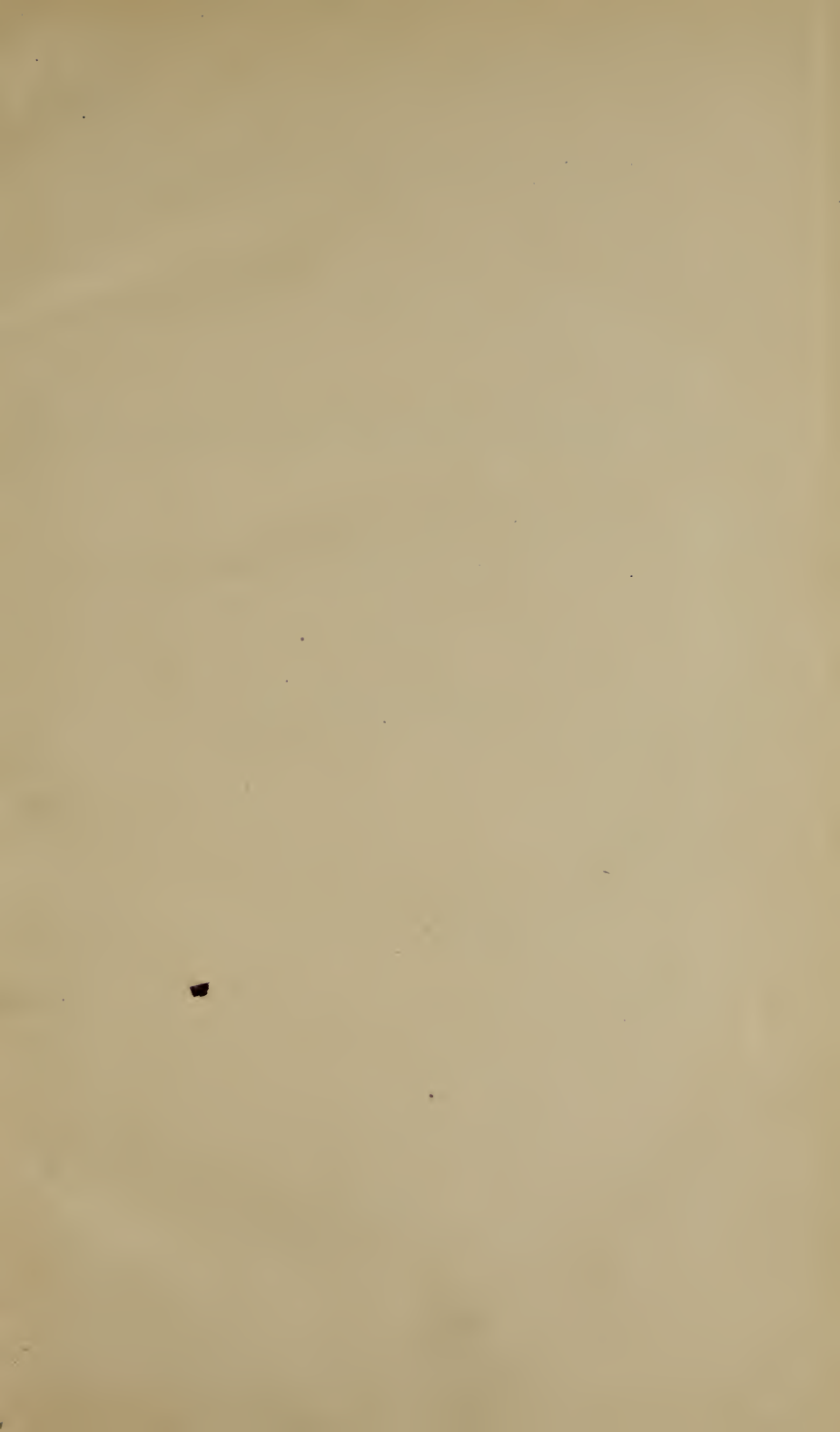


ALKOHOLGAEH.
RUNGSPILZE,
REESS.

589.9
R 25



Botanische Untersuchungen

über die

Alkoholgährungspilze ²⁰⁶

von

Dr. Max Reess,

Privatdocenten an der Universität Halle.

Mit 4 Tafeln und 3 Holzschnitten.

Leipzig.

Verlag von Arthur Felix.

1870.

8 May 05 Tidder

Herrn

Professor Dr. A. de Bary

zugeeignet vom

Verfasser.

5/3 a 8

Vorwort.

Seit einer Reihe von Jahren bilden die Hefeorganismen, nach allen ihren Beziehungen, den Gegenstand einer vielbesprochenen naturwissenschaftlichen Tagesfrage. In Folge dessen haben ihre Lebensvorgänge von physiologisch-chemischer Seite reiche und geistvolle Aufklärung erfahren; die Kenntniss ihrer morphologischen Bedeutung dagegen ist binnen 30 Jahren thatsächlich wenig gefördert worden. Von den zumeist behandelten Organismen dieser Art, den Gährungspilzen der technisch wichtigsten Alkoholhefen, ist nicht Einer entwicklungsgeschichtlich so vollständig untersucht, dass man bestimmt wüsste, ob er eine Pflanzenart für sich darstellt, oder nur ein niederes Glied im Entwicklungsgange höherer Gewächse.

Der Wunsch, die eben angedeutete Lücke nach Kräften auszufüllen, veranlasste und leitete die nachstehend mitgetheilte Arbeit.*) Diese versucht, unter strenger Einschränkung auf die morphologische Frage, eine möglichst vollständige Entwicklungsgeschichte der Alkoholgährungspilze unserer gewöhnlichen Alkoholhefen, und auf deren Grundlage die Nachweisung der systematischen Stellung dieser Organismen unter den übrigen Pilzen. Sie unterscheidet und beschreibt ferner aus dem Gemenge der hier in Frage kommenden Formen eine Anzahl häufiger und wichtiger Species.

Der Gährungstechnik soll mit diesen rein botanischen Untersuchungen nichts genützt werden, ebensowenig der Gährungsphysiologie. Diese wurde gar nicht, jene nur beiläufig berührt. Endlich konnte die morphologische Frage letzter Instanz, die Möglichkeit einer generatio aequivoca, bei der Behandlung der

*) Ueber einen Theil der einschlägigen Untersuchungen habe ich bereits im Sitzungsab. der Naturf. Gesellschaft zu Halle (23. Januar und 6. Februar 1869), sowie in der botan. Zeitung 1869 No. 7 berichtet. Vergl. ferner de Bary, Schimmel und Hefe. Virchow und Holtzendorff's Samml. gemeinverständl. wissenschaftl. Vorträge. IV. Serie. Heft 87, 88. S. 60 ff.

Alkoholgährungspilze im Allgemeinen ebenso unberücksichtigt bleiben, als bei der entwicklungsgeschichtlichen und systematischen Bearbeitung der ersten besten Phanerogamenfamilie. Ohne die Möglichkeit einer generatio aequivoca der Alkoholfermentpilze überhaupt bestreiten zu wollen, mag aber hervorgehoben sein, dass während vieler und verschiedenartiger Gährversuche und Gährungspilzculturen keine Thatsache sich ergab, welche die Annahme der generatio aequivoca für die Alkoholgährungspilze mehr forderte, als für Weizenpflanzen und Eichbäume. Man weiss theils, theils führen die folgenden Untersuchungen das weiter aus, dass in allen beobachteten Alkoholgährungsprocessen, zumal den technisch verwertheten, die Fermentpilze aus ihresgleichen Keimen sich entwickeln.

Bei der Darstellung der Ergebnisse meiner Arbeit glaube ich am richtigsten zu verfahren, wenn ich zunächst möglichst objectiv Dasjenige vortrage, was mir nach fremden und eigenen Untersuchungen bezüglich der Naturgeschichte der Alkoholgährungspilze dermalen festzustehen scheint. Die so mitgetheilten Thatsachen sind, soweit sie aus fremden Forschungen sich ergeben, fast ausnahmslos von mir geprüft, soweit sie neue Resultate meiner Arbeit sind, während 2 $\frac{1}{2}$ Jahren mit gleichem Erfolge vielfach wiederholt worden. — Auf die Darlegung des objectiven Sachverhaltes folgt dann die kritische Vergleichung mit den wichtigsten widersprechenden Angaben der Literatur. Von den drei Kategorien dieser, der morphologischen, der physiologisch-chemischen und der gährungstechnischen, war nur die erstgenannte fast vollständig zur Verfügung. Sie ist kritisch benützt worden, soweit sie, auf wissenschaftlichem Boden sich bewegend, irgend welche positive Thatsachen, oder auch nur lehrreiche Irrwege der Forschung erschlossen hat. Von chemischer und technischer Literatur*) wurde geeigneten Ortes berücksichtigt, was zugänglich war und dienlich schien. Einige wichtigere Werke insbesondere über die Weingährung konnte ich leider nicht vergleichen.

Für vielfache Unterstützung und Belehrung, welche mir zumal von technischer Seite während meiner Arbeit zu Theil geworden, sei endlich aufs Verbindlichste gedankt.

Halle, im Juli 1870.

M. Reess.

*) Eine fleissige Zusammenstellung darüber bis zum Jahre 1858 siehe bei G. Lunge, de fermentatione alcoholica. Inaug.-Dissert. Breslau 1859. S. 7—23.

Inhalt.

Seite

- I. Unterscheidung von Hefe und Gährungspilz. Bierhefe und Biergährungspilz, *Saccharomyces cerevisiae*. *Saccharomyces cerevisiae*, sein Bau, seine physiologischen Eigenschaften, insbesondere seine Fermentwirkung. Sein Verhalten in Unter- und Obergährung. Specifische Identität des Biergährungspilzes der Unter- und Oberhefe. Entwicklung des *Saccharomyces cerevisiae* ausserhalb gährungsfähiger Lösung. Seine Ascosporenbildung und Ascomycetennatur. Keimung der Sporen. Bedingungen der Sporenbildung und Keimung. Ober- und Unterhefevarietät von *Saccharomyces cerevisiae*. — Branntweinhefeform desselben. — Biernachgährung durch *Saccharomyces exiguus* 1
- II. Wein- und Obstweinhefe im Allgemeinen. Morphologische Zusammensetzung der Weinhefen. Deren wesentliche Fermentpilze: *Saccharomyces ellipsoideus*, *apiculatus*. Untergeordnete Formen: *S. Pastorianus*, *conglomeratus*. Auftreten der verschiedenen Gährungspilze und sonstigen Hefebestandtheile in Gährversuchen und Hefeproben von Weisswein. Rothweinhefe. Herkunft der Alkoholfermentpilze der Weinhefe von gleichartigen, auf der Traube vorhandenen Keimen. Entwicklung der Fermentpilze während der verschiedenen Gährungs-Stadien. — Rückblick. — Obstweinhefe 23
- III. Selbstgährungen durch Gährungspilze, welche zufällig und unmittelbar aus dem Gährraume in die Gährmaterialien gelangen. — Belgische Biergährung 40
- IV. Den bisherigen Ausführungen widersprechende Literaturangaben. Kritik und Zurückweisung derselben, insbesondere der Behauptung eines Entwicklungszusammenhanges der wichtigsten Alkoholgährungspilze mit bestimmten Schimmelpilzen 44

VIII

	Seite
V. Der Kahmpilz des Weines und Bieres. Seine Zugehörigkeit zur Gattung <i>Saccharomyces</i> als eigene Art, <i>S. Mycoderma</i> . . .	70
VI. Gesamtcharakteristik der Gattung <i>Saccharomyces</i> . Deren Verwandte und systematische Stellung unter den Pilzen überhaupt	74
VII. Versuch einer Zusammenstellung der beschriebenen <i>Saccharomyces</i> arten	80
Erklärung der Tafeln	85

Berichtigungen.

Seite 1, Zeile 9 v. o. lies desselben statt derselben.

» 42, » 8 v. u. » Zuckerlösungen, ebenso statt ebenso Zuckerlösungen.

I.

Unterscheidung von Hefe und Gährungspilz. Bierhefe und Biergährungspilz, Saccharomyces cerevisiae. Saccharomyces cerevisiae, sein Bau, seine physiologischen Eigenschaften, insbesondere seine Fermentwirkung. Sein Verhalten in Unter- und Obergährung. Specifische Identität des Biergährungspilzes der Unter- und Oberhefe. Entwicklung des Saccharomyces cerevisiae ausserhalb gährungsfähiger Lösung. Seine Ascosporenbildung und Ascomycetennatur. Keimung der Sporen. Bedingungen der Sporenbildung und Keimung. Ober- und Unterhefevarietät von S. cerevisiae. — Branntweinhefeform derselben. — Biernachgährung durch S. exiguus. —

Der Sprachgebrauch bezeichnet als Wein-, Bier-, Branntwein- etc. Hefe die als Schaumdecke oder Bodensatz bei der alkoholischen Gährung dieser Flüssigkeiten abgeschiedenen, meist breiigen, gelblichen oder bräunlichen Massen, welche, neben mancherlei Nebensächlichem, die Fermentorganismen der entsprechenden Alkoholgährung, die Alkoholgährungspilze, Alkoholfermentpilze, enthalten. Diese letzteren bilden in allen bekannten Fällen den weitaus überwiegenden Bestandtheil der Alkoholhefen. Ausser ihnen finden sich, obgleich oft in verschwindend geringer Menge, als Gemengtheile der Alkoholhefen allerlei andere Dinge, von Organismen zumal anderweitige, nicht als Alkoholferment wirkende Pilzformen und Schizomyceten.

Pasteur hat neuerdings*) den Begriff der Alkoholhefe ausdrücklich anders gefasst, indem er Hefe und Gährungspilz ohne Weiteres identificirt. Dies führt um so unvermeidlicher zur Verwirrung, als bei manchen der verbreitetsten Alkoholgäh-

*) Bull. soc. chim. 1862, 66. Citirt nach Jahresb. über Fortschr. d. Chemie für 1862. S. 473.

rungen die Hefe, ausser den nebensächlichen Beimengungen, mehrere specifisch verschiedene Alkoholfermentpilze enthält. Die Verwirrung wird noch schlimmer, wenn man nicht allein Hefe und Gährungspilz zusammenwirft, sondern an die Namen Hefe und Hefepilz ganz unpassender Weise einen morphologischen Begriff knüpft, wie das fast die ganze neuere botanische Hefeliteratur durchführt. Diese nennt alle Pilzformen „Hefe“, welche mit den bekanntesten Alkoholgährungspilzen den morphologischen Charakter der sog. hefeartigen Sprossung oder Knospung gemein haben. *) Um solcher Vermengung heterogener Dinge künftig zu entgehen, möchte ich vorschlagen, im Anschluss an den Sprachgebrauch den Begriff „Hefe“ jedes allgemein morphologischen oder botanisch descriptiven Charakters zu entkleiden und zwischen dem Gemenge von Pilzen, Salzniederschlägen, organischen Resten etc. „Hefe“ einerseits, und den einzelnen in der Hefe vorkommenden Organismenformen anderseits streng zu unterscheiden.

Am reinsten und gleichförmigsten in ihrer Zusammensetzung aus einem und demselben Alkoholgährungspilze erweist sich die gewöhnliche Bierhefe.

*) Sie geht auch noch weiter, und nennt eine Menge von Dingen „Hefe“, für welche es sehr schwer hält, irgend einen gemeinsamen Charakter, sei er morphologisch oder physiologisch, herauszufinden. So führt z. B. Karsten's „Chemismus der Pflanzenzelle“ (Wien, 1869), S. 8, als Typen von „Hefezellen“ folgende an: Bierhefe, Essighefe, Weinhefe („*Mycoderma vini*“), Milchhefe (*Oidium lactis*), endlich „Hefezellen“ von *Cladosporiummycel* in Johannisbeersaft abgeschnürt. Vergebens fragt man bei dieser Zusammenstellung nach einem morphologischen Kennzeichen der „Hefezellen“; denn während Karsten's Bierhefe, Weinhefe, Milchhefe und die *Cladosporium* „Hefe“ aus abgeschnürten Pilzzellen besteht, ist die Essighefe ein davon total verschiedener Spaltpilz (Schizomycet). Eben- sowenig sind die gleichen Dinge unter einen gemeinsamen physiologischen Charakter zu bringen; denn wenn Essighefe, Bierhefe und Weinhefe als Fermente von Essig- und Alkoholgährung „Hefe“ genannt zu werden pflegen, so hat noch Niemand von *Cladosporium* und *Oidium lactis* eine Gährungswirkung nachgewiesen. So bleibt nur die Annahme übrig, dass Karsten unter Hefe jeden feuchten, nicht deutlich fädigen, flockigen oder staubigen, aus nichtgrünen Zellen bestehenden Schmutz versteht. — Davon, dass er an der angezogenen Stelle Weinhefe und Weinkahm, *Oidium lactis* und Milchsäureferment verwechselt und die Essighefe ganz falsch abbildet, braucht nach dem Gesagten gar nicht weiter geredet zu werden.

Gute Bierhefe, wie sie sich bei gesunder Hauptgärung bairischen Bieres absetzt, besteht neben regelmässigen Beimengungen (Hopfenharzkörner, Quadratoctaëder oxalsauren Kalks) und wechselnden Verunreinigungen*) (darunter stets einzelne heterogene Pilzelemente, zumal Schimmelsporen), ausschliesslich aus Zellen des Biergärungspilzes, *Saccharomyces cerevisiae*. Diese Zellen sind von rundlicher oder ovaler Form, im grössten Durchmesser 8—9 Mikromillimeter stark. (Taf. I. Fig. 1—5.) Sie bestehen aus einer dünnen, aber derben elastischen Haut von farbloser Pilzcellulose, und einem bald homogen, bald feinkörnig erscheinenden farblosen Protoplasmakörper, der wässrigen Zellsaft in Gestalt weniger grosser, oder vieler kleiner Vacuolen einschliesst.**)

Die Zellen liegen theils einzeln, theils zu Paaren und mehrzähligen Gruppen verbunden in der abgesetzten Hefe.

Man weiss seit Cagniard-Latour***) und Schwann†), dass die Zellen des *Saccharomyces cerevisiae* wachsen und durch einen Zellentheilungsprocess sich vermehren, welcher als Knospung oder Sprossung bezeichnet wird. In gährungsfähiger Lösung zunächst treibt nämlich jede lebensfähige, halb oder ganz ausgewachsene Zelle bald an einer, bald zugleich an mehreren Stellen ihrer Oberfläche je eine knopfförmige Ausstülpung, welche vom Inhalte der Zelle sich füllt, durch Einschnürung und Membranausscheidung an der Basis sich abgliedert, und nachdem sie ungefähr die Grösse ihrer Mutterzelle erreicht hat, als Tochterzelle entweder sofort sich ablöst, oder mit der Mutterzelle noch einige Zeit verbunden bleibt. Die Mutterzelle verliert bei der Tochterzellenbildung einen Theil ihres plasmatischen Inhaltes, an dessen Stelle eine oder einige grosse Vacuolen treten; alsbald aber ernährt sich die Tochterzelle, wie ihre Mutter-

*) Vergl. darüber Dingler's Polyt. Journal Bd. 190. S. 237. 486.

**) Chemische Reactionen s. bei Lermer, in Dingler's Polyt. Journ. 181. Bd. S. 226 ff. Chemische Analysen bei Mulder, Chemie des Bieres, deutsch von Grimm, S. 348, Pasteur in Ann. d. Chim. et Phys. III. sér. tom. 58. S. 374 f. Stahlschmidt, Gährungschemie S. 17. Liebig, in Ann. Chem. Pharm. Bd. 153. S. 10 f.

***) Ann. Chim. et Phys. II. sér. Bd. 68. S. 206 ff.

†) Poggendorff's Annalen 41, 184 ff.; bestätigt und detaillirt von Meyen in Wiegmann's Archiv, IV. Jahrg. 2. Bd. S. 99. Pflanzenphysiologie III. 455. Taf. X. Fig. 22.

zelle, selbstständig aus der Gährflüssigkeit. Die Tochterzellen schnüren dann weitere Generationen gleichartiger Zellen ab und so kommen die vorhin erwähnten Zellengruppen, als theils einfache, theils spärlich verzweigte Zellenreihen zu Stande. Sie mögen Sprossverbände heissen. (Taf. I. Fig. 1, 2.) Unter entsprechenden Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnissen geeignet ernährt, besitzt jede Zelle des *Saccharomyces cerevisiae* die Fähigkeit, zahlreiche Sprossungsgenerationen zu erzeugen. Endlich aber hört ihre Vegetationsthätigkeit auf, ihr spärlich übriges Plasma zieht sich von der Zellwand zurück und coagulirt grobkörnig im überwiegenden wässerigen Zellsaft; die Zelle stirbt ab. Noch später geht häufig der Rest ihres Zellinhaltes durch Diffusion aus der todtten Membran verloren.

Zur ersten Anregung seiner Vegetation bedarf der Biergährungspilz stets des atmosphärischen Sauerstoffs, welchen er entbehren kann, sobald seine Entwicklung einmal eingeleitet ist. Alsdann nämlich vermag er den Sauerstoffbedarf aus seinem Culturmedium überhaupt zu beziehen. Letzteres muss, um die Vegetation des Gährungspilzes normal im Gange zu halten, neben ausreichender Wassermenge Kohlenstoff in vorgebildeter organischer Substanz, Stickstoff als Eiweissverbindung oder Ammoniaksalz und eine Reihe von Aschenbestandtheilen enthalten, unter welchen phosphorsaures Kali und schwefelsaure Magnesia die unentbehrlichsten sein dürften. *)

Fehlt dem Biergährungspilze ein entsprechendes Ernährungsmedium, so kann, sofern er vor Fäulniss geschützt bleibt, viele Monate lang (allgemein gültige Maximalbestimmungen fehlen), seine Vegetation ruhen, ohne dass sein Tod eintritt. Ebenso erträgt derselbe, auf Rechnung zunächst seiner Vacuolen, dann seines Imbibitionswassers, beträchtliche Wasserentziehungen ohne Nachtheil für seine Entwicklungsfähigkeit. Von seinem normalen Wassergehalt (durchschnittlich 40 Proc. seiner Gesamtsubstanz) kann er über zwei Drittel langsam abgeben, indess er nur in Ruhezustand übergeht. Rasche und allzuausgiebige Wasserentziehung dagegen tödtet ihn. **)

*) Vergl. Pasteur, Ann. d. Chim. et Phys. III. Sér. Bd 58. S. 381 ff. A. Mayer, Unters. über die alkohol. Gährung 1869. Derselbe in Landw. Vers. Stationen XI. 443 ff. Bialoblocki und Rösler, in Annalen der Oenologie I. 42 ff.

**) Genaue Angaben vergl. bei Wiesner, Sitzgsb. d. Kais. Akad. zu

Die mittlere Vegetationstemperatur liegt für *S. cerevisiae* zwischen etwa $+ 8$ und 35° C. Unter dem Gefrierpunkt, oft schon zwischen 0 und $+ 3^{\circ}$ C., stellt er seine Vegetation ein, oder reducirt dieselbe auf minimale Intensität. Sein unterer Tödtungspunkt ist nicht festgestellt, liegt aber nach Cagniard-Latour's*) Angabe jedenfalls unter $- 60^{\circ}$ C., nach Melsens' neuesten Angaben**) unter $- 90^{\circ}$. Von Wärmegraden soll er trocken jedenfalls 200° C. (?) ertragen, in Wasser dagegen über 75° C. getödtet werden.***) Das Protoplasma seiner Zellen schrumpft dabei, nur an einzelnen Stellen noch die Zellwand berührend, dicht und glänzend, zusammen.

Entsprechende Nahrungs-, Wasser- und Sauerstoffzufuhr, sowie Regulirung der Temperatur stellen bei bloß ruhenden *Saccharomyces*-Zellen binnen ganz kurzer Frist die Vegetation wieder her.

Die als Sprossung vorhin beschriebene Vegetation des *Saccharomyces cerevisiae* versetzt dessen gährungsfähige Nährlösungen in alkoholische Gährung. Die Intensität dieser steigt und fällt mit derjenigen der *Saccharomyces*-Vegetation. Die Gährung kann, mit minimaler Production von Kohlensäure und Alkohol, schon unter dem Gefrierpunkt beginnen und rastet bei $+ 45^{\circ}$ C. Bei $+ 70$ — 75° C. wird sie aufgehoben, um mit der gleichen Hefe nicht wieder einzutreten. Das Gleiche geschieht, wenn der Druck, welchen die entwickelte Kohlensäure in geschlossenem Gährungsgefäß ausübt, auf 25 Atmosphären steigt.†)

In der Praxis der Bierbrauerei wird zur Gährung der Bierwürze die Alkoholfermentwirkung des *Saccharomyces cerevisiae* in zwei Modificationen verwerthet, welche die Technik als Untergährung und Obergährung bezeichnet. Untergährig werden die

Wien. LIX. Bd. II. Abth. Märzheft 1869. — Auf diesem Verhalten beruhen die meisten Conservierungsmethoden der Bierhefe, insbesondere die Presshefefabrikation. Vergl. darüber Payen, Précis d. Chim. industrielle, V. éd. tom. II. 447. Mulder a. a. O. 359. Stahlschmidt a. a. O. 201. Dingler's Polyt. Journ. 132, 238. 153, 320. 155, 159. 158, 170. 170, 240. 172, 239. 174, 464. 179, 470. 180, 71.

*) a. a. O. 220.

**) Comptes rendus 1870. 21. März. Tom. LXX. 629 ff.

***) Nach Hoffmann, in Bot. Unters. Herausgeg. v. Karsten p. 360. Vergl. auch Melsens a. a. O. 632.

†) Melsens, Comptes rendus LXX. 632.

bairischen und unsere Lagerbiere, obergährig die sogenannten Braun- und Weissbiere, viele böhmische und holländische Biere, Ale und Porter gebraut.

Die Untergährung der Bierwürze verläuft etwa zwischen $+ 4$ und 10° C.; während der Gährung steigt die Temperatur um $1,5$ — $2,5^{\circ}$ C. Auf dem Niveau der gährenden Flüssigkeit entwickelt sich während der ungefähr 8 Tage dauernden Hauptgährung eine feinblasige, nur spärlich mit aufgerissener Hefe gemischte Schaumdecke (erst „Rahm“, dann „Kräusen“ genannt). Die Hefe, alte sowohl, als während der Gährung neu gebildete, setzt sich in dichter, von der Flüssigkeit scharf geschiedener Schichte fast vollständig auf dem Boden des Gährungsgefäßes ab.

Dabei erscheinen die Zellen des *Saccharomyces cerevisiae*, 48 Stunden nachdem die Hefe der Würze zugeführt ist, in lebhafter Sprossung zu paarigen, oder seltener 3—4zähligen Sprossverbänden als einfache Zellreihen vereinigt. (Taf. I. Fig. 1.) Ihre Form ist rundlich oder kurz oval. Im letzteren Falle treten die Sprossungen fast regelmässig am breiten Ende auf. Nach weiteren 24 Stunden, im höchsten Stadium der Hauptgährung („Kräusengährung“) zeigt sich, bei ansehnlicher Vermehrung der Hefe und zunehmender Ausscheidung oxalsaurer Kalkkrystalle in derselben, der Biergährungspilz fast nur in 5—8zähligen, üppig vegetirenden Sprossverbänden, spärlich verzweigten Zellreihen, mit meist ovaler Form der einzelnen Zellen. (Taf. I. Fig. 2.) Einige Tage später endlich, am Schlusse der Hauptgährung, findet man die *Saccharomyces*-Zellen nach Sprossverbänden klumpig zusammengeballt, aber die verschiedenen Zellengenerationen der früheren Complexe von einander abgelöst, meist paarig. (Taf. I. Fig. 3, 4.) Sie sprossen noch stetig, aber langsam fort. Die Zellen erhalten bei zunehmender Isolirung und abnehmender Sprossungsintensität allmählig rundliche Gestalt. In der gleichen Weise vegetirt sodann der Biergährungspilz, soweit er beim Abfüllen des Jungbieres mit übergeht, während der Nachgährung still weiter. (Taf. I. Fig. 5.) Die runden *Saccharomyces*-Zellen bilden stets nur eine Tochterzelle auf einmal, diese wächst langsam aus und löst sich von ihrer Mutterzelle ab, bevor sie selbst und diese wieder weiter sprossen.

Die Entwicklung des Biergährungspilzes in der praktischen Untergährung, als Hauptbestandtheil der Unterhefe,

wurde wesentlich übereinstimmend beobachtet an Lagerbierhefe aus Halle und Frankfurt a. M., bairischer Bierhefe aus München (Pschorr- und Spatenbräu), Würzburg (Hofbräuhaus) und Coburg (Actienbrauerei).

Der Biergährungspilz der technischen Obergährung ist im ruhenden und langsam vegetirenden Zustande von demjenigen der Untergährung kaum verschieden. (Taf. I. Fig. 7.) Die *Saccharomyces*-Zellen der Oberhefe sind meist kurz oval (birnförmig), die gleich grossen der Unterhefe meist rundlich. Aber es fehlt in dieser ebensowenig an ovalen, als in jener an runden Zellen; und die Annahme einer constant ungleichen Mischung zweier verschiedener Pilze*) in den beiden Hefen wird durch die beiderseits reichlich vorhandenen Uebergangsformen ausgeschlossen.

Auffälliger erscheint der Unterschied zwischen dem Biergährungspilz der Unter- und Oberhefe allerdings, wenn man mit der vorhin beschriebenen Entwicklung des ersteren die Gährungsvegetation des letzteren während der Hauptgährung vergleicht.

Wenige Stunden in der, durchschnittlich bei 14—18° angestellten, Gährflüssigkeit befindlich beginnen die Zellen des Biergährungspilzes der Oberhefe auf's Lebhafteste zu sprossen. Die Sprossungen folgen sich in kürzester Frist und bleiben als 6- bis 12zellige ästige Sprossverbände in reichgegliedertem Zusammenhang. So werden sie von den aufsteigenden Kohlensäureblasen grossentheils mit aufgetrieben**) („Hefentrieb“). Die Hauptgährung verläuft, unter spontaner Temperaturerhöhung um 6—10° C., sehr stürmisch und ist nach Abscheidung einer grossen Hefemenge im dickbreiigen, gelbbraunen Schaum binnen 2—3 Tagen zu Ende. Ein Theil der Hefe wird, wie die Hauptmasse bei der Untergährung, auf dem Boden abgesetzt. In diesem sind die Zellen des Biergährungspilzes meist oval, wie in der Aussaatoberhefe (Taf. I. Fig. 11); näher dem Niveau und

*) Vergl. Habich, Dingler's Polyt. Journ. 152. Bd. 212.

**) Der Auftrieb erfolgt nicht, weil die Pilzzellen, im Gegensatz zu derjenigen der Unterhefe, besonders leicht und die Gasblasen besonders gross sind, sondern offenbar deshalb, weil die Gasblasen die reichverzweigten Sprossverbände leichter tragen können, als einzelne Zellen. Darauf scheint zuerst Habich (Dingler's Polyt. Journ. 152, 214), richtig aufmerksam gemacht zu haben.

im Schaume dagegen überwiegen einigermaassen elliptische und kurz wurstförmige Elemente. (Taf. I. Fig. 12.) Letztere erschienen zumal reichlich in der Schaumdecke einer Ale-Oberhefe, weniger zahlreich bei den übrigen, sonst übereinstimmenden untersuchten Proben (Hallische Braunbieroberhefe, Porter- und Aleoberhefe aus Grabow i. M., Aleoberhefe aus Burton on Trent).

So auffallend die Verschiedenheit in der Vegetation des Biergährungspilzes der Ober- und Unterhefe oft auch erscheinen mag, sie berechtigt keineswegs zu einer Trennung der beiden Formen, etwa als verschiedener Arten. Man kann einfach durch Temperatursteigerung um 5—10 Grade den Biergährungspilz der Unterhefe, nachdem er eine Untergährung eben durchgemacht hat, zu energischer, in kurzen Intervallen erfolgender Sprossung und zur Bildung längerer, im Sprossverbande bleibender Glieder bringen. (Taf. I. Fig. 6.) Freilich werden nie beim ersten derartigen Versuch die Vegetationserscheinungen der Obergährungsform genau erzielt, ebensowenig eine typische Obergährung. Selbst bei $+20-24^{\circ}$ C. findet nur ein unbedeutender Hefeauftrieb statt. Es ist also nicht möglich, durch blosse Temperaturerhöhung in einem Versuche Untergährung mit der Biergährungspilzvegetation der Unterhefe in typische Obergährung mit entsprechender Pilzvegetation überzuführen. Ein durchschlagenderes Ergebniss liefert der, allerdings länger dauernde, umgekehrte Versuch. *Saccharomyces cerevisiae* der Aleoberhefe mit Bierwürze bei $+4-6^{\circ}$ C. angesetzt, vegetirte nach 6 Tagen in typischer Untergährungs- und Unterhefeform. (Taf. I. Fig. 8 bis 10.)

Für die bisher beschriebene Entwicklung des Biergährungspilzes, bzw. seiner Unter- und Oberhefeform ist es ziemlich gleichgültig, in welcherlei alkoholgährungsfähiger Lösung derselbe cultivirt wird. Er zeigt die gleichen morphologischen Erscheinungen in Bierwürzen verschiedener Concentration (5 bis 10 Proc. Extractgehalt) in ausgekochtem, filtrirtem Traubenmost, auch bei mehrere Wochen lang fortgesetzter Cultur, in Traubenzuckerhefelösung. *) Irgend nennenswerthe Entwicke-

*) So sei im Folgenden die von Pasteur (Ann. Chim. et Phys. III. sér. tom. 52, 410 und tom. 64, 35) empfohlene Nährflüssigkeit für Hefe genannt: 10 Proc. Traubenzucker auf eine filtrirte Abkochung von 5—10 Volumtheilen Hefe in 100 Theilen Wasser.

lungs-, Form- oder Grössenverschiedenheiten*) wurden in diesen Medien nie beobachtet.

Es handelte sich nun weiter darum, zu untersuchen, ob die Vegetationsform des *Saccharomyces cerevisiae*, wie sie in alkoholgährungsfähigen Medien vor sich geht, den ganzen Entwicklungsgang dieses Pilzes umfasse, oder ob derselbe ausserhalb gährungsfähiger Lösungen noch andere Wachstums- und vor Allem Fortpflanzungserscheinungen zeige. Darauf zielende Culturversuche mussten, unter ausreichendem Luftzutritt und Feuchtigkeitsgrad, auf solchen Substraten angestellt werden, welche sonst von Zersetzungspilzen (speciell Schimmelformen) häufig bewohnt werden. Die gewöhnlichsten derartigen Materialien, frisches und eingemachtes Obst etc., waren ihres Zuckerreichthums halber natürlich zu vermeiden. Dagegen schienen und erwiesen sich brauchbar theils frische, theils ausgekochte Scheiben von Kartoffeln, Kohlrabis, Topinamburknollen, und trotz ihrem Zuckergehalte, von Möhren.

Auf diesen Substraten wurden die Culturen folgendermaassen eingerichtet. Ausgewaschene, dann abgesetzte Bierhefe wurde als möglichst dünne, breiige Schichte auf die Culturböden aufgetragen und gleichmässig vertheilt. Ueberflüssiges Wasser wurde zunächst unter schützender Glocke verdunstet. Dann kamen die Culturen in eine Atmosphäre, deren Feuchtigkeitsgrad so regulirt war, dass dieselben stets mässig feucht blieben. Wassertropfen durften weder aus den Culturen ausgeschieden, noch auf ihnen niedergeschlagen werden. Bei übermässiger Feuchtigkeit muss nämlich der ausgesäete Biergährungspilz vor mitgebrachten oder sonst in die Cultur gerathenen anderen Organismen das Feld räumen. Bakterien gewinnen dann leicht die Oberhand in der Cultur, unter Umständen sogar Infusorien, welche die Pilzzellen auffressen.

Bei dieser Cultur verhält sich Bierunterhefe während der ersten 2—3 Tage ebenso, wie in einer gährungsfähigen Lösung schwacher Concentration. Die wasserreichen, grosse Vacuolen bergenden Zellen des *Saccharomyces cerevisiae* sprossen, — wie zu Ende einer Hauptgährung — langsam, doch ohne Unterbrechung weiter, so dass binnen 24 Stunden der Rand der Hefe-

*) Ueber Grössenverschiedenheit bei Entziehung bestimmter Aschenbestandtheile vergl. Mayer, Unters. über alk. Gährung, p. 24.

schicht ringsum um $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ Millimeter mit welligen Ausbuchtungen durch Zuwachs vorrückt. Die einzelnen Zellen sind meist von rundlicher, ovaler, seltener von elliptischer und kurz fadenförmiger Gestalt. Ein Auswachsen der *Saccharomyces*-Zellen zu Myceliumfäden irgend welcher Art findet niemals statt, auch wenn alle Bedingungen für derartige Pilzvegetation gegeben sind.

Mit dem dritten Tage nimmt die Vegetation des Biergährungspilzes allmählich ab; am vierten liegen weitaus die meisten Zellen isolirt neben einander, ohne neue Sprossungen anzusetzen. Viele Zellen — die älteren, protoplasmaarmen — sterben ab und collabiren.

Andere schwellen sichtlich an, von 8—9 Mik.*) grössten Durchmessers auf 11—14 Mik. Die grossen Vacuolen in ihnen sind geschwunden, dafür erscheint ihr gesamntes Protoplasma durch viele kleine Vacuolen und Fetttröpfchen (?) gleichförmig feinschaumig. Durchschnittlich mit dem fünften und sechsten Tage differenziren sich im schaumigen Plasma gleichzeitig zwei, drei oder vier dichtere Kerne (als Zellkerne sind sie nicht sicher zu bezeichnen), um welche fast alles übrige Plasma feinkörnig sich sammelt. So entstehen im Protoplasma 2—4 individualisirte Inseln mit je einem dichten Kerne, welche nach wenigen (12—24) Stunden mit je einer zarten Membran sich umgeben. Die ursprüngliche *Saccharomyces*-Zelle umschliesst dann, ausser ganz spärlichem, zur Tochterzellenbildung nicht verbrauchtem Mutterzellenplasma und wässrigem Zellsaft, zwei, drei, oder vier rundliche, durch freie Zellbildung entstandene Tochterzellen von 4—5 Mik. Durchmesser. (Taf. I. Fig. 15.) Diese liegen, wenn sie zu zweien sind, stets entsprechend dem grössten Durchmesser der Mutterzelle neben einander; drei meist so, dass sie die Mutterzelle fast dreiseitig verziehen. Vier ordnen sich, wie Pollenzellen oder Farnsporen in ihren Mutterzellen, entweder tetraëdrisch oder kreuzweise. Das Protoplasma der Tochterzellen erscheint erst gleichförmig dicht, später scheiden sich meist in der Mitte kleine Vacuolen, im gesamnten Plasma einzelne Körnchen aus. Die Tochterzellen verdicken noch unbedeutend ihre farblosen Membranen, welche stets einfach, aber bei 600facher Vergrösserung, mit deutlich doppeltem Contour erscheinen. Sie platten sich ferner an ihren Berührungsflächen

*) 1 Mik. = 1 Mikromillimeter = 0,001 Millimeter.

einigermassen ab, so dass z. B. bei dreizähligen Tochterzellen-
gruppen die Berührungsflächen im Winkel von 120° in der
Mitte der Mutterzelle zusammenstossen. Von der Wand der
letzteren heben sich die Membranen der Tochterzellen anfangs
immer scharf ab, später wird nicht selten die Mutterzellen-
membran aufgelöst oder mit der Membran der Tochterzelle
verschmolzen. Dann erscheinen die Tochterzellencomplexe als
Dyaden, Triaden und Tetraden verbunden, wie wenn sie nicht
freier Zellbildung, sondern einer Zelltheilung ihren Ursprung
verdankten. (Taf. I. Fig. 16.)

Der beschriebene Vorgang freier Zellbildung stimmt in allen
der Beobachtung zugänglichen Einzelheiten durchaus überein
mit dem freien Zellbildungsprocess in den Ascis der Ascomy-
ceten, als dessen Ergebniss die Ascosporen auftreten.*) Zu den
wegen der Kleinheit der Objecte für die Beobachtung unzugäng-
lichen Einzelheiten muss insbesondere die vorhin angedeutete
Zellkernfrage, ferner das etwaige chemische Verhalten des un-
verbrauchten Mutterzellenplasma als Epiplasma gerechnet wer-
den. Alle andern Thatfachen entsprechen der Ascosporenbildung
der Ascomyceten und zum Theil ganz bestimmter, später an-
zuführender Repräsentanten dieser Pilzgruppe. Wir nennen
daher die bei dem vorliegenden Process freier Zellbildung thä-
tigen Mutterzellen Ascii, Sporenschläuche; ihre Tochterzellen
Ascosporen, Schlauchsporen, und bezeichnen den Bier-
gährungspilz, *Saccharomyces cerevisiae*, als einen Pilz mit Spo-
renbildung in Schläuchen, einen Ascomyceten im weitesten
Sinne des Wortes.

Die Abstammung der Ascii von den vegetativen Zellen des
Biergährungspilzes ist durch fortgesetzte Beobachtung ausser
allen Zweifel gestellt. Zum Ueberfluss findet man, wenn auch
selten, zuweilen Ascii in Sporenbildung begriffen, denen noch
ein letztes Sprossungsglied unentwickelt anhängt. (Taf. I.
Fig. 16 a.) Den entscheidendsten Nachweis liefert endlich die
Keimung der Ascosporen.

*) Vergl. De Bary, über die Fruchtentwicklung der Ascomyceten.
Derselbe in Hofmeisters Handb. II. 103 f. Sachs, Lehrbuch der Bo-
tanik 11 f. 237. Woronin in De Bary und Woronin, Beitr. z. Morph.
u. Phys. der Pilze. III. 12 f.

Bringt man Asci mit keimfähigen Sporen, oder Sporendyaden, -triaden und -tetraden, deren Mutterzellenmembran verschwunden ist, in Bierwürze, so schwellen alsbald die Sporen lebhaft, die einzelnen häufig ungleich, an. Ihre Membranen verschmelzen dabei mit der Ascuswand, soweit diese überhaupt noch vorhanden ist. Nach 14—16 Stunden beginnt die eigentliche Keimung der Sporencomplexe, indem alle, oder nur einzelne Sporen eines Ascus je eine knopfförmige Aussackung treiben. Diese füllt sich aus dem Inhalt der vacuolenbildenden Spore und wächst zu einer meist ovalen Zelle heran, wie jede gewöhnliche Sprossungszelle des Biergährungspilzes. Wie diese, entwickelt sie durch Sprossung weitere Zellen, und bald einfache oder verzweigte Sprossverbände. (Taf. II. Fig. 1—4.) Erst sind die Sprossungsglieder noch kleiner, als die gewöhnlichen Sprossungen von *Saccharomyces cerevisiae*; sobald aber die Complexe reichzelliger werden, gleichen jene gewöhnlichen Sprossungen des Biergährungspilzes und lassen binnen kurzer Frist ihre Abkunft von keimenden Ascosporen nicht mehr erkennen.

Unter bestimmten Umständen entwickelt also der Biergährungspilz, indess seine Vegetation zurücktritt, einzelne seiner Sprossungszellen zu Reproductionsorganen, zu sporenbildenden Ascis. Die Ascosporen keimen direct wieder zu Sprossungsvegetationen der gleichen Art aus, welcher ihre Mutterzellen entstammten.

Hat in einer Cultur die Sporenbildung einmal begonnen, so dauert dieselbe, je nach Umständen, mehrere Tage fort, sofern nicht die Cultur selbst durch allerlei Feinde vernichtet wird. Mehr und mehr sporenführende Asci werden gereift, während die nicht ascusbildenden Zellen theils einfach absterben, theils in Ruhestand übergehen, theils — vielleicht als abortirende Ascusanlagen — eigenthümliche Veränderungen zeigen. Einzelne Zellen werden nämlich unverhältnissmässig gross (14 bis 15 Mik. Durchmesser) und gehen, während ihr eine grosse Vacuole umschliessendes Plasma die Reaction des Epiplasma zeigt, so zu Grunde. (Taf. I. Fig. 17.) Andere beginnen die Differenzirung von Plasmakernen, als zweifelloser Sporenanlagen, entwickeln diese aber nicht weiter. (Die Bildung der Plasmakerne in diesen Zellen darf weder verwechselt werden mit dem früher beschriebenen granulösen Zustand todter *Saccharomyces*-Zellen,

noch mit der Plasmaverdichtung zu Körnern und „Kernen“, welche in ruhenden Zellen zuweilen eintritt.)*)

Ebenso, wie auf der Möhrenscheibe, vollzieht sich die Ascosporenbildung auf den früher genannten andern Substraten, wie Topinambur-, Kartoffel- und Kohlrabistückchen. Wenig günstig zeigt sich verdünnte Gummilösung, ungünstig Hühnereiweiss und Fleisch. Die Möhrencultur wurde in den Versuchen zu meist darum vorgezogen, weil man, bei Beobachtung der nöthigen Sauberkeit in der Cultur, an gutem Aussaatmaterial nach 6 Tagen ein für allemal die Sporenbildung sicher erwarten kann. Auf den anderen Substraten dauert die Frist bis zur Sporenreife häufig ungleich länger, oder es wird die *Saccharomyces*-Vegetation durch Verunreinigungen der Cultur, Schimmelpilze, Schizomyceten u. s. w. unterdrückt, ehe die Sporenbildung noch eintritt. — Sehr instructiv erweisen sich Culturen des Biergährungspilzes in ganz verdünnter Gährflüssigkeit, deren Concentrationsgrad man durch Aufgiessen bedeutender Wassermengen und Abgiessen der Flüssigkeit, nachdem die Hefe sich abgesetzt hat, täglich vermindert. Anfangs vegetirt der Gährungspilz still fort, nach 7 bis 10 Tagen, wenn der Zucker fast oder völlig vergohren ist, beginnt er die Entwicklung seiner Sporenschläuche und Sporen. — Die reichste Sporenbildung von *Saccharomyces cerevisiae* lässt sich so gewinnen, dass man mehrmals ausgewaschene Hefe mit destillirtem Wasser einige Tage stehen lässt, darauf das Wasser grösstentheils, und späterhin täglich die kleinen abgeschiedenen Wasserreste sorgfältig abgiesst. Selbstverständlich müssen atmosphärische Verunreinigungen ausgeschlossen und der Versuch mit nur einigen Grammes Hefe sauber durchgeführt werden. Nach 10—14 Tagen hat man, günstigen Falles, überreiche Sporenbildung. Häufig aber, bei nicht ganz angemessener Behandlung, schlagen auch diese Culturen fehl, indem der Biergährungspilz entweder selbst in Gährung geräth**) oder einfach fault. Die Vergährung der Hefe lässt sich durch niedrige Temperatur, unter 8—10°, unschwer verhindern.

Die allgemeinen Bedingungen der Sporenbildung des Biergährungspilzes ergeben sich leicht aus der Vergleichung der

*) Vergl. Lermier in Dingl. polyt. Journ. Bd. 181, 227.

**) Vergl. Pasteur, Ann. Chim. et Phys. III. sér. tom. 58, 420.

verschiedenen Culturresultate. Die Sporenbildung tritt vorzugsweise da ein, wo vorher gut genährter *Saccharomyces cerevisiae* unter genügenden Feuchtigkeitsbedingungen, vor Fäulniss geschützt, eine zur Entwicklung üppiger Vegetationsthätigkeit ausreichende Ernährung auf die Dauer entbehren muss.*) In der Brauereipraxis ist die Sporenbildung dieses Pilzes jedenfalls höchst selten, darum auch nie bisher beobachtet. Sie findet nachweislich nicht statt im Fassgeläger, welches durch Bier gehörig ernährt wird, nicht bei der Fabrikation von Trocken- oder Presshefe, welche für etwaige Sporenbildung zu rasch verläuft. Sie tritt ebensowenig bei irgend einer der üblichen feuchten Aufbewahrungsweisen der Bierhefe ein, bei welcher der Hefe noch Bier, Zucker, Glycerin etc. als Nahrungsmittel zugesetzt werden.

Alle bisherigen Angaben über die Sporenbildung des Biergährungspilzes beziehen sich auf dessen Untergährungsform. Aus eben thätiger Oberhefe unmittelbar auf die entsprechenden Substrate gebracht, verhält er sich wesentlich anders. Seine meisten Zellen stellen ihre Vegetation bald ein. Ihr Protoplasma wird feinkörnig; sie gehen in Ruhezustand über. Eine Minderzahl der Zellen sprosst weiter. Deren Sprossungen werden an der Oberfläche der Hefeschicht, in unmittelbarer Berührung mit der Luft, gestreckt, kurz fadenförmig (Taf. I. Fig. 14); sie wachsen aber ebensowenig zu Pilzfäden aus, als die analogen Sprossungszellen aus der Unterhefe. Zunächst erzeugen sie noch einzelne Sprossungen ihresgleichen, dann erlischt auch ihre Vegetation. — Tiefer in der Hefeschicht sprossen einzelne *Saccharomyces*-Zellen ähnlich wie in der Tiefe obergähriger Würze noch fort, bald aber wird auch bei ihnen die Sprossung sistirt. Wenige Zellen schwellen dann an, und zeigen ein Ansehen ihres Inhaltes, als wollten sie die Ascosporenbildung beginnen. (Taf. I. Fig. 13.) Dabei bleibt aber die Vegetation stehen; 10—14 Tage lang erfolgt keine Veränderung. Schliesslich gingen die Culturen durch eingekistete Schimmelpilze regelmässig zu Grunde.

*) Vielleicht auch bei Erniedrigung der Temperatur unter die gewöhnliche untere Vegetationsgrenze des *Saccharomyces*. Vergl. über die Sporenbildung in Pharohefe während des Biertransportes zur Winterszeit den III. Abschnitt.

Nur auf eine Weise gelang es, aus dem Biergährungspilz der Oberhefe Ascii und Sporen spärlich zu ziehen. Zu diesem Zwecke wurde Oberhefe erst 8 Tage in Bierwürze bei niedrigster Untergährungstemperatur cultivirt, dann auf eine Möhrenscheibe gebracht. Die *Saccharomyces*-Zellen, welche in der untergährigen Würze schliesslich denjenigen aus der Unterhefe anscheinend durchaus gleich geworden waren, bildeten auf der Möhre in den ersten Tagen noch Sprossungen, und zwar wieder typisch elliptische und gestreckte Oberhefeformen, dann stockte die Vegetation. Einzelne, sehr seltene Zellen erzeugten Ascosporen, ganz wie diejenigen des *Saccharomyces cerevisiae* der Unterhefe.

Die Ascosporen des Biergährungspilzes sind nach der Reife unmittelbar, und bei trockener Aufbewahrung jedenfalls noch Monate lang, keimfähig. Ein Unterschied in der Dauer ihrer Keimfähigkeit von derjenigen der zugleich eingetrockneten vegetativen Zellen war bisher nicht nachzuweisen. Dagegen entwickeln sich von gleichzeitig eingetrockneten Sporen und Sprossungszellen, bei gleichzeitiger Wiedererweckung durch Wasser- und Nahrungszufuhr, die Sporen stets einige Stunden später, als die vegetativen Zellen. Die Keimung der Sporen überhaupt tritt um so langsamer ein, je länger diese geruht haben.

Bedingungen für die Ascosporenkeimung sind: Anwesenheit von tropfbar flüssigem Wasser, atmosphärischer Luft (bezw. deren Sauerstoff); ein nicht näher bestimmter Temperaturgrad als Minimum. Nährstoffe sind für die Einleitung der Keimung nicht erforderlich, für die Weiterentwicklung der jungen sprossenden Keime aber unentbehrlich. — Nie sah ich die Sporen am Ort ihrer Entstehung keimen, auch nicht bei genügender Wasserzufuhr. Sie keimen eben überhaupt nicht gern, wo sie in Menge, oder mit Massen anderer Pilzzellen zusammen liegen. Auch bei der besten Ernährung keimen sie nicht, wenn sie, z. B. in Würze, untergetaucht und von der atmosphärischen Luft durchaus abgesperrt sind. Lässt man Luft Zutreten, so keimen sie dann binnen wenigen Stunden.

Von Medien ist für die Keimung nach dem Obigen ausreichend destillirtes Wasser. Förderlicher sind Citronensaft, süsse Fruchtsäfte; am günstigsten aber gährungsfähige Lösungen, wie Weinmost, Traubenzuckerhefelösung, Bierwürze. — Auch bei der Keimung der Sporen kömmt ebensowenig die Bildung von Myceliumfäden oder etwas Aehnlichem zu Stande,

als bei der Cultur der Sprossungszellen ausserhalb der Gährflüssigkeit. Es wurden mehrfach Keimungsversuche eingerichtet, welche den Sporen alle Bedingungen zur etwa beliebigen Fadenkeimung und Weiterentwicklung zu Mycelium und Fruchträger boten, alle mit negativem Ergebniss. Insbesondere wurde, neben entsprechenden Massenculturen, in feuchter Kammer, bei genügendem Luftzutritte, auf einem durchsichtigen Topinamburknollenschnitt zweimal vergeblich der Versuch gemacht, unter dem Mikroskop wenigstens Myceliumfäden aus den keimenden Sporen zu erziehen.

Soweit gehen die positiven Ergebnisse über die Entwicklung des Biergährungspilzes, wie dieselben unter Berücksichtigung jeder irgend angezeigten Fragestellung und Versuchsabwechselung gewonnen wurden. Sie berechtigen zu dem Schlusse, dass der Biergährungspilz ein Pilz für sich ist, dessen Entwicklung zwischen seltener Ascosporenbildung und endlos wiederholter vegetativer Sprossung wechselt. Diese Sprossung des *Saccharomyces cerevisiae* ist keineswegs eine eigenthümliche Vegetationsform, welche lediglich durch gährungsfähige Lösungen hervorgerufen und unterhalten wird, sondern dieselbe Vegetationsform erscheint überall, wo der Biergährungspilz überhaupt wächst. *) Gährungsfähige Lösungen sind für dessen Vegetation nur die günstigsten Medien. Nie geht diese Vegetation bei geänderten Ernährungs-, Temperatur-, Luftzutritts- und Feuchtigkeitsbedingungen in irgend eine myceliumbildende, zumal, wie vielfach behauptet wird, Schimmelvegetation über.

Die systematische Stellung des *Saccharomyces cerevisiae* soll nach Betrachtung der übrigen Alkoholgährungspilze unten besprochen werden. Ebenso diejenigen wichtigeren Literaturangaben, mit welchen die bisher vorgetragenen Thatsachen im Widerspruch stehen. Hier bedarf zunächst das eigenthümliche Verhalten des Biergährungspilzes in Ober- und Unterhefe einer Erläuterung.

Zwei schon ausführlich behandelte Thatsachen stellen die specifische Identität des Alkoholfermentpilzes in Bier-Ober- und Unterhefe ausser Zweifel. Einmal die, wenn auch spärlich ein-

*) In Mistdecoct wächst er z. B. gar nicht; fast ebensowenig in Hühnereweiss. (Vergl. auch Pasteur, Ann. Chim. et Phys. III. sér. Bd. 58. 385.

getretene, mit derjenigen des Pilzes aus der Unterhefe durchaus übereinstimmende Sporenbildung; zweitens die Ueberführung des Oberhefefermentpilzes in Vegetationsweise und Gährungswirkung des *Saccharomyces cerevisiae* der Unterhefe und umgekehrt. Diesen Erscheinungen gegenüber fällt die abweichende Entwicklung der zwei Formen in der üblichen Ober- und Untergährung der Bierwürze gar nicht, ihr verschiedenes Verhalten ausserhalb der Gährflüssigkeit nicht entscheidend ins Gewicht. Die Regel des Praktikers endlich, die zwischen Oberhefe und Unterhefe in der Brauereitechnik aufs Strengste scheidet, hilft geradezu zur Erklärung jener Erscheinungen, welche der specifischen Identität des Fermentpilzes der Bier-Ober- und Unterhefe widerstreiten könnten.

Saccharomyces cerevisiae ist ein Culturgewächs, das in nachweislich wildem Zustande bei uns kaum mehr zu treffen sein wird. Die Gährungstechnik cultivirt davon schon seit Jahrhunderten, unter der Vegetation hervorragend günstigen Ernährungsbedingungen, zwei Varietäten, welche durch endlose, nur vegetative Vermehrung einen hohen Grad von Constanz erreicht haben: die Gährungspilzform der Bier-Oberhefe und diejenige der Unterhefe. *) Früher war der Gebrauch der zwei Varietäten nach Ländern und Gegenden getrennt; aber auch heutzutage, da beide Varietäten oft in einem und demselben Brauhaus Verwendung finden, denkt Niemand daran, Oberhefe zur Untergährung zu verwenden, und umgekehrt. Nicht, als ob das Eine und das Andere nicht ginge. Aber die beiden Varietäten des *Saccharomyces cerevisiae* haben sich an die üblichen Züchtungsbedingungen (Temperaturen der Ober- und Untergährung) so

*) Zu dieser Erkenntniss, welche allerdings nur auf dem Wege botanischer, nicht vollständig auf dem rein chemischer Erwägung zu gewinnen ist, kam, unter mancherlei Missverständnissen im Detail, wohl zuerst R. Wagner (Journal f. pract. Chemie XLV. 244.) Ausführlicher spricht Mulder, durch mannigfache Versuche gestützt, dieselbe Anschauung aus (Chemie des Bieres 350 ff.), und widerlegt zugleich Liebig's ältere Meinung über den Unterschied von Unter- und Oberhefe (Handw. d. Chemie I. 735). Pasteur's entgegengesetzte Ansicht (Ann. d. Chim. et Phys. III. sér. 58, 397) kömmt daher, dass Pasteur zugestandenermassen nie Bieroberhefe untersucht hat. Wie aber einzelne deutsche botanische und zumal gährungstechnische Schriftsteller (vergl. Stahlschmidt a. a. O. 22) mit Pasteur Oberhefe für junge Hefe, Unterhefe für alte Hefe erklären können, ist schwer verständlich.

sehr angepasst, dass der Gährungspilz der Oberhefe in Unter- und derjenige der Unterhefe in Obergährung schlecht gedeihen, und keine technisch tadellose Fermentation erregen und unterhalten.

Bei der üblichen Behandlung vegetirt, wie schon oben ausführlich erörtert wurde, die Obergährungsvarietät von *Saccharomyces cerevisiae* ungemein rascher, als die Untergährungsvarietät.*) Die Neigung zu rein vegetativer Vermehrung, welche

*) Bei der Untergährungsvarietät hat man sogar lange Zeit hindurch die Sprossung nicht erkannt, und sah darum die Oberhefe allein als sprossende Hefe an, während man der Unterhefe eine andere Fortpflanzungsweise zuschrieb.

Die Unterhefe sollte durch Entleerung von Körnchen, „Sporen“, 3—40 auf eine Zelle, sich fortpflanzen. Direct beobachtet wurde diese Körnchenentleerung früher von Niemanden; R. Wagner giebt vielmehr zu, die Vermehrung der Unterhefe, deren Sprossung er früher nicht erkannte, könne auch durch in der Bierwürze schon vorhandene, mikroskopisch jedoch nicht wahrnehmbare „Sporen“ sich vollziehen. (Vergl. Mitscherlich in Poggend. Ann. 1843. Bd. 59. S. 100. Monatsb. der Berliner Akademie, Febr. 1843. R. Wagner im Journ. f. pract. Chemie. XLV. 241 ff.; Chemische Technologie, VI. Aufl. 1866. S. 448.). Andere Beobachter wissen entweder, wie Schwann, Bail, Hoffmann, von dieser Körnchenentleerung, die auch von Cagniard-Latour vermuthet und von Turpin behauptet wird (Ann. Chim. et Phys. 1838. Bd. 68. 210., Comptes rendus 1838. II. sem. p. 396 ff.), nichts, oder sie stellen dieselbe ausdrücklich in Abrede (Schlossberger, Ann. Chem. Pharm. 51. 209. Meyen, Wiegmann's Archiv, V. Jahrg. II. Bd. 58. Pasteur, Ann. Chim. et Phys. III. sér. 58. 395.). Diese Körnchenentleerung als Fortpflanzungserscheinung des Biergährungspilzes existirt bei dessen Unterhefeform ebensowenig, als bei dessen Oberhefeform. Die Sache bedürfte kaum einer Erwähnung, wäre nicht neuerdings unter der Firma der *Micrococcus*-bildung allen möglichen Pilzzellen und den „Hefezellen“ insbesondere eine solche Fortpflanzung angedichtet, und der entsprechende Vorgang für *Saccharomyces cerevisiae* ausführlich beschrieben worden.

In „alten Hefezellen“ aus Fassgelägen, deren Zellmembranen „die zur Knospenbildung erforderliche Elasticität (sic!) nicht mehr besitzen“, sollen nach Lermer (Dingler's polyt. Journ. Bd. 181. 229 ff.) beim Einbringen in Würze die Protoplasmakörnchen sich rasch vergrössern, und alsbald durch einen Riss in der Membran aus den Zellen ausgeschleudert werden. In der Würze tanzt ein Theil der Körner in Molecularbewegung, ein anderer Theil bleibt ruhig und „wächst innerhalb 4—6 Tagen zu Hefezellen aus.“ (a. a. O. 231.) Dieses Auswachsen hat auch Lermer nicht beobachtet, ebensowenig wie die früheren Autoren. Er sah nur nach 4 bis 6 Tagen junge „Hefezellen“ an dem Orte, wo vorher die entleerten Körn-

bei dieser unter geänderten Existenzbedingungen bald unterdrückt werden kann, ist in jener weit energischer entwickelt, und durch kurz dauernde Anwendung geänderter Existenzbedingungen nicht zu brechen, wenigstens nicht auf die Dauer. Selbst wenn sich die Oberhefevarietät den Verhältnissen der Untergährung im kleinen Laboratoriumsversuch bald anpasst, so schlägt sie nicht bloss in neuer Obergährung, sondern auch unter neutralen Verhältnissen, wie in der Möhrencultur, sofort in ihre Jahrhunderte lang ererbte Eigenthümlichkeit zurück; sie vegetirt dann, so lang sie um oder in sich Vegetationsmaterial findet. Hat sie dieses erschöpft, so suspendirt sie ihre Lebensthätigkeit, nur in höchst seltenen Fällen fructificirend.

Um für den Gährungsbetrieb die eine Varietät des *Saccharomyces cerevisiae* in der andern Gährungsform mit Erfolg verwerten zu können, bedürfte es fortgesetzter, verhältnissmässig kostspieliger Züchtungsversuche, deren Ergebniss eigentlich Nie-

chen („*Leptothrix*“-Körner) gewesen waren, und schliesst daraus, dass aus den Körnchen Hefezellen geworden seien.

Die Plasmakörnerentleerung ist eine Erscheinung, welche an alten, todtten, sehr diffusionsfähigen Zellen überhaupt, an *Saccharomyces*-Zellen insbesondere, bei rascher Flüssigkeitszufuhr leicht zu beobachten ist. Man redet aber sonst nicht von Fortpflanzungserscheinungen, wenn todtte Zellen durch Quellung ihres Inhaltes die wenig dehnbare Membran sprengen und den Inhalt austreten lassen; zumal da auch kochend heisses Wasser die gleiche Erscheinung hervorruft, und noch Niemand die Nachweisung, dass ein bestimmtes aus einer *Saccharomyces*-Zelle ausgestossenes Plasmakörnchen zur *Saccharomyces*-Zelle sich weiterentwickelt hätte, auch nur versucht hat. — Bei lebendigen *Saccharomyces*-Zellen aus einer gesunden Hauptgährung fehlen übrigens dergleichen Körnchenentleerungen durchaus; sie finden sich dagegen häufig auf nassen Möhrenculturen, bei Culturen in destillirtem Wasser u. s. f., wo ausserdem auch tanzende Bacterien zwischen den *Saccharomyces*-Zellen oft zu üppiger Entwicklung gelangen und zu, allerdings groben, Täuschungen Anlass geben können. Auf absterbenden und todtten Hefezellen treten dann die Bacterien in Menge auf; sie stehen wie kurze Stacheln ringsum auf der Wand der Zellen, aus deren Substanz sie ihre Nahrung schöpfen. Auch diese Schmarotzer auf den *Saccharomyces*-Zellen sammt deren entleerten todtten Plasmakörnern unter dem Namen *Micrococcus* für Fortpflanzungsorgane des *Saccharomyces* zu halten, dazu liegt gar kein Grund vor. Thatsächlich besteht eine Entleerung irgend welcher entwicklungsfähiger kleiner Inhaltskörnchen aus den *Saccharomyces*-Zellen als Fortpflanzungsprocess der letzteren nicht.

manden Nutzen brächte, nicht einmal der botanischen Wissenschaft. Dieser mag eine Pflanze, welche so ungemein rasch ihre Generationen einander folgen lässt, und unter so hervorragend gleichartigen Bedingungen seit Jahrhunderten cultivirt wird, allerdings ein werthvolles Object für Züchtungsversuche unter wechselnden Bedingungen darstellen. Die Pflanze müsste dann aber doch in ihren Organen etwas höher differenzirt sein, als der Biergährungspilz. Diesen betreffend darf vielleicht noch die rein theoretische Frage aufgeworfen werden, ob etwa, nach Unterbrechung der Vegetation durch die Sporenbildung, aus der Keimung der Ascosporen eine mehr neutrale Form sich entwickeln könne, als die typischen der Ober- und Unterhefe. Versuche zur Entscheidung dieser Frage scheinen mir unausführbar.

Branntweinhefe kam mir nur in einer, aus einer Getreidemaische entnommenen Probe zur Untersuchung. Diese zeigte von Organismen das Pasteur'sche Milchsäureferment*) und einen von der Oberhefevarietät des *Saccharomyces cerevisiae* nach Form, Grösse und Entwicklung nicht verschiedenen Alkoholgährungspilz. (Taf. II. Fig. 5.) Durch Auswaschen liess sich erst das Milchsäureferment vollständig, dann durch Decantiren die untermischte Stärke entfernen. Der so rein gewonnene Alkoholgährungspilz der Branntweinmaische erregte in Traubenzuckerhefelösung und Bierwürze typische Obergährung. (Vergl. Taf. II. Fig. 6.) Bei Untergährungsbedingungen veranlasste er keine normale Untergährung; der Hefeabsatz blieb stets flockig und zum Auftrieb geneigt.

Mit der Erwähnung dieses einzelnen Falles muss ich bezüglich der Branntweinhefe mich bescheiden, ohne eine allgemeine Schlussfolgerung zu ziehen. Soweit ich indess über die Brenneriepraxis mir Belehrung verschaffen konnte, stimmen die Angaben dahin zusammen, dass die Branntweinhefe der Getreide- und Kartoffelmaischen als Oberhefe in der Brennereitechnik

*) Siehe dessen Beschreibung bei Pasteur, Ann. Chim. et Phys. III. sér. S. 52, 411 f. Dieser Milchsäurefermentorganismus ist ein Schizomycet, kein Pilz, und keineswegs, wie u. A. Pasteur meint, mit dem Biergährungspilz morphologisch verwandt.

verwendet wird. Sie stammt dabei bald von ihresgleichen unmittelbar, bald von Press- oder Trockenhefe ab, welche letztere grösstentheils als Oberhefe, sei es bei der Darstellung des Branntweins, sei es auf dem Wege eigener Fabrication, gewonnen wird. So stellt der Alkoholgährungspilz der Branntweinmaischen eine Obergährungsvarietät von *Saccharomyces cerevisiae* vor, deren Vegetation durch Umwandlung in Presshefe häufige Unterbrechungen erleidet, und deren Existenz zwischen obergähriger Maische und trockener Aufbewahrung wechselt. Die typischen Ober- und Unterhefevarietäten von *Saccharomyces cerevisiae* der Bierhefe kommen dabei wenig in Betracht. Denn die Bieroberhefe bleibt, bei uns wenigstens, meist in dem Brauereibetriebe, und wird selten zu Presshefe verarbeitet. Die Bierunterhefe wird wegen ihres Hopfengeschmackes wohl nur ausnahmsweise für andere Gährungen in Anwendung gebracht, da alle Verfahrungsweisen, welche das Hopfenbitter entfernen, gleichzeitig der Fermentwirkung der Hefe Eintrag zu thun scheinen.*) Endlich wird von einer Verwendung der Branntweinhefe oder aus ihr gewonnener Presshefe in dem Brauereibetriebe wohl aus Rücksicht auf die Beimengung des Milchsäurefermentes Abstand genommen.

Die Vegetation des *Saccharomyces cerevisiae* im Brauereibetriebe bietet mancherlei Eigenthümlichkeiten, deren Erklärung eigentlich Sache der Botaniker wäre. Es ist dabei besonders des allgemein bewährten und sich selbst aufnöthigenden Gebrauches zu gedenken, den die Brauer „Zeugwechseln“ nennen. Eine Bierhefe, die längere Zeit hindurch in einer Brauerei gedient hat, verliert an technischer Verwerthbarkeit nicht überhaupt, sondern nur für die betreffende Brauerei, für das bestimmte Gährlocal. Anderswo kann sie mit vollem Erfolge angewendet werden, während für ihre bisherige Heimath die Einfuhr auswärtiger Hefe nothwendig wird. Ob dabei technisch störende Anpassungen des *Saccharomyces* an die örtlichen Bedingungen seines Gährraumes ins Spiel kommen, oder beträcht-

*) Trommer in Dingl. Pol. Journ. 158. Bd. S. 70. Stahl Schmidt a. a. O. 378 f.

liche Verunreinigung der Hefe durch heterogene, im Gährlocal heimische Pilze, welche bei fortgesetzter Cultur am gleichen Orte in der Hefe mit wachsen und deren Gesamtwirkung nachtheilig abändern, bei einer Auswanderung der Hefe aber wieder zurücktreten, — darüber fehlt mir jeder thatsächliche Anhaltspunkt. Die Erscheinung selbst sei daher lediglich angedeutet, und die Fassung eines Erklärungsversuches vermieden, welcher, nach Liebig's Worten, „an die Stelle einer Erklärung eine Thatsache setzt, die für sich der Erklärung bedarf.“*)

Die Nachgährung des Bieres wird, soweit meine Erfahrungen gehen, der Regel nach durch die stille Vegetation von *Saccharomyces cerevisiae* unterhalten, der in kleinen Mengen aus der Hauptgährung in die Nachgährung beim Abfüllen übergeht. Ausser diesem findet sich in der Nachgährungshefe zuweilen eine andere, Alkoholgährung erregende *Saccharomyces*-art, welche mir in einem Falle auch als ausschliessliches Alkoholferment einer Nachgährungsbierhefe (abgesetzt vom 10. bis 12. Monate) vorkam und alsdann wochenlang bei Untergährungsverhältnissen rein cultivirt wurde. Sie sei *Saccharomyces exiguus* genannt. Die einzelnen Zellen dieses *Saccharomyces* sind ausgewachsen fast kreiselförmig, sehr klein, etwa 5 Mik. lang, $2\frac{1}{2}$ Mik. breit, sonst wie die von *Saccharomyces cerevisiae*. Sie treiben zu beiden Seiten ihres breiteren Endes spärlich verzweigte Sprossungen. (Taf. II. Fig. 7.) Ihre Ascosporenbildung tritt unter den gleichen Verhältnissen ein, wie bei *Saccharomyces cerevisiae*; die Sporen liegen zu 2—3, meist in einer Längsreihe, frei im Ascus. (Taf. II. Fig. 8.)

*) Liebig in Ann. Chem. und Pharm. CLIII. 2.

II.

Wein- und Obstweinhefe im Allgemeinen. Morphologische Zusammensetzung der Weinhefen. Deren wesentliche Fermentpilze: Saccharomyces ellipsoideus, apiculatus. Untergeordnete Formen: S. Pastorianus, conglomeratus. Auftreten der verschiedenen Gährungspilze und sonstigen Hefebestandtheile in Gährversuchen und Hefeproben von Weisswein. Rothweinhefe. Herkunft der Alkoholfermentpilze der Weinhefe von gleichartigen, auf der Traube vorhandenen Keimen. Entwicklung der Fermentpilze während der verschiedenen Gährungs-Stadien. — Rückblick. — Obstweinhefe.

Die alkoholische Gährung der Weine und Obstweine ist Selbstgährung. Sie wird nicht, wie diejenige unserer Bierwürzen, durch Aussaat eines bestimmten Gährungspilzes in die Gährflüssigkeit eingeleitet; sondern sie erfolgt unter Einwirkung der Fermentorganismen einer Hefe, welche in dem Moste spontan*) zur Entwicklung gelangt. Diese Hefe mag herkommen, woher sie will; sie wird voraussichtlich weder überall und in allen Fällen die gleiche, noch im einzelnen Falle bezüglich ihrer Hauptgemengtheile so homogen sein, wie die gleichartiger Saathefe entstammende Bierhefe. Ihre Behandlung darf darum, selbst wenn reicheres und vielseitigeres Material zu Gebot gestanden hätte, als bei meinen hierher gehörigen Untersuchungen der Fall war, vor Allem keine verallgemeinernde sein. Die folgenden Mittheilungen sollen vielmehr nur berichten, wie ich, theils bei eigenen Mostgährversuchen, theils bei der Untersuchung verschiedener Wein- und Obstweinhefen, die morphologische Zusammensetzung der Hefe fand, welche der vorgefundenen Organismen ich als Alkoholfermente des Mostes erkannte, und wie weit ich die Naturgeschichte der letzteren festzustellen im

*) Im Sinne von Jodin, Comptes rendus LIII. 1253.

Standes war. *) Dass diese Untersuchungen ausserhalb des Weinlandes, ohne tägliche Fühlung mit der Praxis der Weinbereitung im Grossen, ausgeführt werden mussten, gereicht ihren Ergebnissen oft zum entschiedenen Nachtheil und mag sie in praktischer Hinsicht oft entwerthen. Für die rein botanische Aufgabe der Arbeit dagegen fällt dieser Mangel schon darum wenig in's Gewicht, weil in den wesentlichen morphologischen Fragen völlige Uebereinstimmung der aus verschiedenen Weingegenden bezogenen Materialien mit dem hiesigen Versuchsmaterial sich ergab.

Unter den mannigfaltigen, später einzeln zu besprechenden Organismen der verschiedensten Weinhefen**) fanden sich zuvörderst zwei specifisch verschiedene Pilze, deren Wirkung als Alkoholfermente des Weinmostes ausser Zweifel steht. Beide charakterisiren sich durch ihren Entwicklungsgang als *Saccharomyces*-arten und mögen darum als *Saccharomyces ellipsoideus* und *Saccharomyces apiculatus* vorläufig unterschieden sein.

*Saccharomyces ellipsoideus****) besteht in vegetativem Zustande aus ellipsoidischen, ausgewachsen höchst gleichförmigen und im längsten Durchmesser etwa 6 Mikromillimeter messenden Zellen, welche mit denjenigen des *Saccharomyces cerevisiae*, abgesehen von constantem Form- und Grössenunterschiede, durchaus übereinstimmen. (Taf. III. Fig. 1—4.) Was in allgemein

*) Eine gewisse Zurückhaltung in der Verallgemeinerung der erhaltenen Ergebnisse empfiehlt sich um so dringender, als die morphologische Literatur über die Weinhefe unverhältnissmässig knapp erscheint. Die deutsche Literatur bespricht mehrfach die Herkunft der Weinhefe; eine irgend brauchbare botanische Untersuchung derselben konnte ich nirgends auffinden. Von französischen Arbeiten zeichnen sich einige Mittheilungen von Béchamp (Comptes rendus, LVIII. 112. LIX. 626 ff.) durch Klarheit der Fragestellung und Genauigkeit der Fragelösung vor andern aus. Sie geben aber natürlich keine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen. Diese fehlen auch bei Pasteur (Comptes rendus LVIII. 145, und Etudes s. le vin. 40. 42), welchen die blosse Beobachtung fertiger Hefen zuweilen wohl allzurasch einen Schluss ziehen lässt. Pasteur's morphologisch wichtigste Mittheilung über die Weinhefe (Bull. soc. chim. 1862, p. 66) konnte ich leider nicht im Original vergleichen. (Auszug in Jahresb. üb. Fortschr. Chemie f. 1862, S. 474.)

**) Chemische Analyse von Weinhefe s. bei Mulder, Chemie des Weines, deutsch von Arenz, p. 87.

***) Von Pasteur (Etudes s. le vin. Fig. 8. 9. 11) als „ferment alcoolique ordinaire du vin“ abgebildet.

histologischer und physiologischer Hinsicht von diesen im vorigen Abschnitte erwähnt wurde, gilt, soweit das überhaupt bekannt ist, ebenso für die vorliegende *Saccharomyces*art. Versetzt man ruhende Zellen des *Saccharomyces ellipsoideus* in gährungsfähige Lösung, so beginnen unter alsbaldigem Eintritt der Alkoholgährung, diese Zellen in bekannter Weise zu sprossen. Die Sprossungszellen erscheinen meist an den beiden Polen der Mutterzelle, seltener an deren Seiten. In Untergährungstemperatur, d. h. bei $+ 5-10^{\circ}$ C., folgen sich die Sprossungen langsamer, die Zellen lösen sich bald auseinander, und man sieht selten 5—6zählige, am häufigsten einpaarige Sprossverbände. (Taf. III. Fig. 2.) Die Gährungsvorgänge entsprechen der Bieruntergährung. — In Obergährtemperatur ($15-18^{\circ}$ C.) bilden sich, unter den Erscheinungen typischer Obergährung, reichverzweigte Sprossverbände, durchschnittlich von 10—15 Zellen. (Taf. III. Fig. 3. 4.) Durch Wechsel der Temperatur lassen sich Pilzvegetation und Gährungserscheinungen der Ober- und Untergährung ausserordentlich rasch in einander umsetzen. Die groben Gährungsvorgänge, und sämtliche morphologische Erscheinungen bleiben in allen versuchten gährungsfähigen Lösungen (Weinmost, Traubenzuckerhefелösung, Rohrzuckerhefелösung, Bierwürze) immer die gleichen.

Ausserhalb gährungsfähiger Lösung, auf einem der früher erwähnten Substrate cultivirt, speciell z. B. auf einer Möhrencultur, verhält sich *Saccharomyces ellipsoideus* dem Unterhefezustand von *Saccharomyces cerevisiae* ganz analog. Die Sprossungen dauern auf der Möhre 2—3 Tage nach der Aussaat abnehmend noch fort, Sprossverbände mit mehr als 3 Zellen fehlen durchaus. — Dann wird am 3. bis 5. Tage die Vegetation sistirt; die Erscheinungen der Plasmatheilung und Ascosporenentwicklung durch freie Zellbildung in vielen Sprossungszellen erfolgen ganz wie bei dem Biergährungspilze. (Taf. III. Fig. 5.) Am 7. bis 8. Tage etwa erscheinen reife Sporen in den Schläuchen. (Taf. III. Fig. 6.) Die Sporenbildung dauert dann in einem Theil der übrigen Zellen noch 8—10 Tage lang fort.

Die Asci sind anfangs elliptisch, nur wenig grösser als die vegetativen Zellen, aus welchen sie hervorgingen. Später richtet sich ihre Form, wie beim Biergährungspilze, nach der Sporenlagerung. Sporen werden meist 2, häufig 3—4 gebildet. Sie messen

durchschnittlich 3—3,5 Mik. Ihre Structur stimmt mit derjenigen der Sporen von *Saccharomyces cerevisiae* vollständig überein.

Ebenso die Keimung der Ascosporen. Diese erfolgt in denselben Medien, unter denselben Bedingungen, wie bei den Sporen des Biergährungspilzes; am üppigsten in Traubensaft und Traubenzuckerhefелösung. Nachdem die Keimungserscheinungen für *Saccharomyces cerevisiae* ausführlich beschrieben worden, genüge hier die einfache Hinweisung auf die Abbildungen. (Taf. III. Fig. 7.) Zweimal 24 Stunden nach der Aussaat in gährungsfähige Lösung sind die je einem Ascus entsprungenen Sprossungscomplexe bereits so reichzellig, dass man ihre Herkunft von Sporendyaden, -triaden und -tetraden nicht mehr verfolgen kann.

Von der Bildung irgend welchen Myceliums ist bei der Vegetation und Sporenkeimung dieser Art noch weniger die Rede, als bei *Saccharomyces cerevisiae*. Es fehlt sogar dem *Saccharomyces ellipsoideus* jede Andeutung gestreckter, fadenförmiger Sprossungen, wie sie z. B. der Biergährungspilz zeigt. Der Entwicklungsgang von *Saccharomyces ellipsoideus* stimmt sonst mit demjenigen von *Saccharomyces cerevisiae* in den generischen Zügen ebenso genau überein, als constante Form- und Grössenverschiedenheiten, und der Umstand, dass weder *Saccharomyces ellipsoideus* in Bierwürze, noch *Saccharomyces cerevisiae* in Weinmost an diesen irgend etwas ändern, beide zu guten Arten stempeln.

Die andere, in der Weinhefe oft massenhaft auftretende *Saccharomyces*art mit nachweislicher Alkoholfermentwirkung, *Saccharomyces apiculatus*, besteht aus elliptischen Zellen, welche an beiden Polen in eine kurze Spitze ausgezogen sind; die Zellform mag der Gestalt einer Citrone anschaulich verglichen sein. So, wie sie in gährungsfähigen Lösungen zumeist sich vorfinden, zeigen erwachsene Zellen durchschnittlich 6—8 Mik. Längs- auf 2—3 Mik. Querdurchmesser. Ihre histologischen und physiologischen Eigenschaften entsprechen im Allgemeinen denjenigen von *Saccharomyces cerevisiae* und *Saccharomyces ellipsoideus*. Eigenthümlich und charakteristisch für sie ist die fast stetige Anwesenheit einer grossen kugelrunden oder elliptischen Vacuole inmitten der Zelle, um welche ein verhältnissmässig spär-

liches, meist homogenes Plasma in dünner Schichte sich legt. (Taf. III. Fig. 9—11.)

In allen bisher erwähnten gährungsfähigen Medien sprossen die Zellen des *Saccharomyces apiculatus*. Die Tochterzellen entstehen als erst knopfförmige, dann kugelig schwellende Ausstülpungen nur an den beiden Polen. Sie wachsen erst fast vollständig zur Grösse der Mutterzelle heran, und werden dann, etwa nach Art der Conidien von *Peronospora infestans**), rechtwinklig umgestülpt, so dass ihre Längsaxe auf diejenige der Mutterzelle senkrecht zu stehen kömmt. (Taf. III. Fig. 10.) Hernach sprosst entweder die Tochterzelle noch im Verbande mit der Mutterzelle ein- oder zweimal weiter, oder sie löst sich sogleich ab und erhält erst nach der Ablösung ihre beiden Spitzchen. Reichzellige Sprossverbände werden nie gebildet. — Häufig haben die abgestossenen, elliptischen, noch spitzchenlosen Tochterzellen soviel Aehnlichkeit mit den Zellen des *Saccharomyces ellipsoideus*, dass man an die Entwicklung der einen Form aus der andern denken könnte. Die elliptischen isolirten Tochterzellen werden aber alsbald citronenförmig, und in reinen Culturen des *Saccharomyces apiculatus* tritt nie die aus der Umbildung etwa stammende andere Form auf. Zuweilen, besonders am Ende der Gährung, werden die Zellen des *Saccharomyces apiculatus* länglich, spindelförmig und kurzfadenförmig. An den zwei Spitzchen und der grossen Vacuole bleiben sie aber auch dann kenntlich, wenn die Spitzchen selbst in lange nadelförmige Fortsätze sich ausziehen. (Tafel III. Fig. 12.)

Auf Substraten, welche bei anderen *Saccharomyces*arten die Sporenbildung fördern, sprossen die Zellen von *Saccharomyces apiculatus* 8—14 Tage lang weiter. Ihre Sprossungen werden dabei an Grösse, Form und Zusammenhang oft sehr eigenthümlich, wie aus der Vergleichung einiger abgebildeter Typen (Taf. III. Fig. 11) am besten sich ergibt. Insbesondere neigen sie zu gestreckten Sprossungen, aus welchen aber niemals Pilzfäden hervorgehen. Endlich wird auch die Sprossung aufgehoben. Aber die Zellen ruhen dann, ohne jegliche an Sporenbildung erinnernde Inhaltsveränderung. Zuweilen verdichtet sich wohl das Protoplasma zu einer centralen Kugel von Spo-

*) Vergl. De Bary in Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pilze. I. 36.

renform und Ansehen (Taf. III. Fig. 11 sp.); nie habe ich aber an dieser eigene Membran oder Keimungserscheinungen gesehen.

Durch keine irgend nahe gelegte Variation der Culturversuche war eine weitere Entwicklung des *Saccharomyces apiculatus* zu erzielen. Sicher ist nur, dass derselbe in keinem Versuche Miene machte, zum Fadenpilz auszuwachsen; ferner, dass alle seine bekannten morphologischen Erscheinungen und sein physiologisches Verhalten als Alkoholfermentpilz mit *Saccharomyces*arten übereinstimmen. Diesen muss er, als unvollständig gekannte Art, einstweilen angereiht werden, in der Erwartung, dass bei irgend einem andern Culturverfahren seine Ascosporenbildung sich noch werde auffinden lassen.

Für sich allein in gährungsfähiger Lösung gezogen ruft *Saccharomyces apiculatus*, ebenso bei $+ 22^{\circ}$ wie bei $+ 6^{\circ}$ C., stets Untergährungserscheinungen hervor. Die Intensität der Gährung steigt allerdings proportional der Temperatur; aber auch bei anhaltender Obergährtemperatur kömmt keine Schaumdecke von Oberhefe zu Stande. Nach dem früher Gesagten ist es wahrscheinlich, dass die Zellen des *Saccharomyces citronatus* auch von grossen und massenhaft aufsteigenden Kohlensäureblasen darum nicht emporgetragen werden, weil sie diesen, beim Mangel eigentlichen Sprossverbandes, keinen gehörigen Angriffspunkt darbieten.

Saccharomyces ellipsoideus und *apiculatus* sind bei jedenfalls vielen Weinen die wesentlichen Fermentpilze der Haupt- und Nachgährung. Im Beginne jener findet sich zuweilen unter der Weinhefe in nicht ganz unerheblicher Menge eine dritte, durch ihren Entwicklungsgang als *Saccharomyces* charakterisirte Pilzart, deren Alkoholgährungswirkung desshalb nicht sicher gestellt werden konnte, weil es nie gelang, diese Pilzspecies für sich zu gewinnen. Ich nenne sie *Saccharomyces conglomeratus*. — In der Nachgährung der Weine endlich tritt eine vierte wohlunterschiedene Art häufig auf, deren Alkoholfermentwirkung durch fortgesetzte Einzelcultur durchaus constatirt ist. Sie möge, nach Pasteur, der sie als „Weinhefevarietät“ in lang

gährenden Weinen mehrfach erwähnt*), *Saccharomyces Pastorianus* heissen.

In gährungsfähiger Lösung gezogen, bildet *S. Pastorianus* in dem Hefeabsatz ovale, wie die von *S. cerevisiae* sprossende Zellen von 5—6 Mik. Längsdurchmesser. Die Sprossverbände werden kaum mehr als 3zellig. Nahe dem Flüssigkeitsniveau entwickelt er, wohl unter Einwirkung der atmosphärischen Luft, eigenthümliche, baumartig verzweigte, reichgliedrige Sprossverbände. (Taf. II. Fig. 11.) Diese bestehen aus gestreckten, keulenförmigen, 18—22 Mik. langen Zellen, welche theils seitlich, theils neben dem stumpfen obern Ende kurze ovale Sprossungen abgliedern. Die gleiche Vegetation mit gestreckten, relativ primären, und kurzovalen, secundären Gliedern erhält sich auf Objectträgerculturen in gährungsfähiger Lösung, ebenso während der ersten Tage nach der Aussaat auf eine Möhrenscheibe. Hier hört aber bald die Sprossung auf; die abgegliederten kurzen Zellen werden theilweise zu Sporenschläuchen, die langen gehen zu Grunde. (Taf. III. Fig. 12. 13.) In Beziehung auf Zahl, Lagerung, Structur der Sporen, welche etwa 2 Mik. messen, verhält sich *S. Pastorianus* wie *S. cerevisiae*. — Die Sporen keimen in gährungsfähigen Lösungen zu gleichen Sprossverbänden aus, welche, nach Umständen, nur aus kurzovalen, oder aus keulenförmigen und ovalen Gliedern bestehen.

Die alkoholische Gährung, welche *S. Pastorianus* unterhält, verläuft am Besten als sehr ruhige, reine Untergährung.**)

Saccharomyces conglomeratus zeigt, bei reicher Entwicklung, zu knäuelartigen Sprossverbänden vereinigte, einzeln dem *S. cerevisiae* der Unterhefe an Form sehr ähnliche, aber kleinere,

*) Pasteur, Etudes s. le vin. p. 42. Fig. 7. Comptes rendus LVIII. Fig. 6 zu pag. 145. Dinglers P. J. 173, S. 122. Taf. III. Fig. 6.

**) Vielleicht verdient folgende Thatsache fernere Beachtung. Eine Rohrzuckerhefelösung, die ich einst, in augenblicklicher Ermangelung von Traubenzucker, zur Ernährung zufällig rein vorhandener Hefe aus *S. Pastorianus* verwenden wollte, war durch diesen Pilz schlechterdings nicht in Gährung zu bringen. Ich goss dieselbe desshalb ab, und legte die Hefe, in der Meinung, sie sei überhaupt unwirksam, bei Seite. Vierzehn Tage später brachte ich die gleiche Hefe in Traubenzuckerhefelösung, worauf diese sogleich zu gähren begann. Sollte etwa *S. Pastorianus* zwar fähig sein, Traubenzucker in Alkohol und Kohlensäure etc. zu spalten, nicht aber Rohrzucker in Traubenzucker umzusetzen? Als ich mir diese Frage später aufwarf, konnte ich *S. Pastorianus* nie wieder rein bekommen.

rundliche Zellen von 5—6 Mik. Durchmesser. (Taf. II. Fig. 14.) Die Knäuel kommen so zu Stande, dass zahlreiche junge Sprossungen in der Achsel zweier älterer Zellen, ihrer Mutterzellen, nach allen Seiten hin gleichzeitig sich entwickeln, bevor das Mutterzellenpaar in der Richtung seiner gemeinsamen Längsaxe weitere Sprossungen ausgetrieben hat. Diese Vegetation erfolgt sehr üppig sowohl in gährungsfähigen, als auch in vergohrenen Lösungen; ob sie wirklich Alkoholgährung zu erregen vermag, war aus dem oben erwähnten Grunde nicht zu entscheiden. Der später zu erörternde Umstand aber, dass *S. conglomeratus* in Weinmostgährung oft zuerst, vor energisch begonnener Hauptgährung erscheint, während der Hauptgährung dann zurücktritt, und später zuweilen wieder auftaucht, macht seine Alkoholfermentwirkung*) fast unwahrscheinlich.

Auf Möhrenscheiben, in destillirtem Wasser etc. hört seine Vegetation bald auf, und es tritt die Sporenbildung ein, wie bei *S. cerevisiae* und *ellipsoideus*. Bei der Ascusentwicklung zeigt sich eine der gedrungenen Sprossungsweise dieser Art entsprechende, charakteristische Eigenthümlichkeit. Sehr häufig werden zwei noch zusammenhängende Zellen, Mutter- und Tochterzelle, gleichzeitig zu Sporenschläuchen. Zuweilen tritt sogar in deren Achsel noch eine dritte, unausgebildete Sprossung auf. (Taf. II. Fig. 15.) Die Asci sind theils rund, theils oval, theils kurz keulenförmig, 2—4sporig. Drei oder vier Sporen liegen öfter in einer Reihe hintereinander, als, wie bei *S. cerevisiae*, neben und übereinander geordnet.

Die Sporen keimen unter denselben Bedingungen, wie diejenigen der früher beschriebenen Arten, mit Erzeugung neuer Sprossungen fast stets aus jeder Spore. Die Keimungssprossungen entwickeln sich gleichzeitig an verschiedenen Stellen jeder einzelnen Spore; bald ist ein neuer knäuelartiger Sprossverband gebildet, der sich nicht mehr auf einen Sporencomplex zurückführen lässt. (Taf. II. Fig. 16.)

Was nun das Auftreten und Nebeneinandervorkommen der bisher beschriebenen *Saccharomyces*-Formen während der Wein-

*) Richtiger ausgedrückt: seine Anpassung an eine alkoholgährende Flüssigkeit. Diese muss aber für ein Alkoholferment wohl vorausgesetzt werden.

gährung betrifft, so sei zunächst über den Verlauf von einer Anzahl eigener Mostungsversuche, sodann über den Befund an zahlreichen, aus verschiedenen Weingegenden stammenden Hefeproben berichtet. In beiden Fällen handelt es sich zuvörderst um Bereitungsweise und Hefe von Weissweinen.

Trauben aus Halle, Grimma in Sachsen, und Dürkheim in der Rheinpfalz wurden, jede Probe für sich, eingemostet und der Most der Gährung überlassen.

a. Hallische Trauben.

Der Most wurde durch ein leinenes Tuch geseiht, dann mit genügender Luftmenge verschlossen. Untergährung nach einigen Tagen im Gang, geleitet durch die, anfangs unbedeutend verunreinigte, dann 10 Tage lang fast reine Hefe aus *S. apiculatus*. Nach beendigter Hauptgährung entwickeln sich die anfangs bereits vorhanden gewesenen Zellen von *S. ellipsoideus* reichlicher. *S. ellipsoideus* und *apiculatus* unterhalten sodann in etwa gleichem Mischungsverhältniss die Jungweingährung. Mit deren Fortschreiten tritt *S. apiculatus* quantitativ mehr und mehr zurück, *S. ellipsoideus* in den Vordergrund.

b. Sächsische Trauben aus Grimma.

Zweimal durch Filtrirpapier filtrirter Most enthielt bei luftdichtem Verschluss nach 48 Stunden keine Organismen, nicht einmal Bacterien. Der gleiche Most, welcher bloss decantirt, von dem Bodensatz die leichteren Theilchen beim Abgiessen mitgerissen hatte, gährt nach wenigen Tagen. Verschluss, unter Belassung einer genügenden Luftmenge im Gährgefäss, luftdicht. — Im Beginne der Gährung lebhafte Vegetation von *S. conglomeratus* und *apiculatus* zu gleichen Mengen. *S. conglomeratus* tritt alsbald zurück, *S. apiculatus* dominirt. Sechs Tage nach der Ausmostung erscheint der von Anfang vorhanden gewesene *S. ellipsoideus* in Menge vegetirend. Er unterhält mit *S. apiculatus* zusammen wochenlang im gleichen Mischungsverhältniss die Gährung, überwiegt aber dann während des fernern Verlaufes der Nachgährung, indess *S. apiculatus* in Ruhezustand übergeht. Dieser sowohl, als *S. conglomeratus* sind im fol-

genden Frühjahr zwar spärlich, aber stets neuer Entwicklung fähig, in der Hefe vorhanden, deren Hauptmasse *S. ellipsoideus* ausmacht.

c. Pfälzische Trauben aus Dürkheim.

Decantirter, nicht filtrirter Most, mit Luft verschlossen, gährt nach 36 Stunden. Anfangs wenig *S. apiculatus* in Vegetation; die Gährung fast ausschliesslich von reichgliedrigen Sprossverbänden des *S. ellipsoideus* geführt. Spät in der Nachgährung tritt *S. Pastorianus* auf.

Neben den beschriebenen Alkoholfermentpilzen, welche die Alkoholgährung der Weimmöste morphologisch charakterisiren, fand sich in den Hefen des decantirten Mostes, in den Absätzen und in den Filterrückständen der filtrirten Säfte eine — nicht allzugrosse — wechselnde Anzahl von organisirten Gemengtheilen, denen eine Beziehung zur Alkoholgährung nicht nachgewiesen werden konnte. — Ausser Membranresten, Protoplasma-ballen, Raphiden u. s. w., seltenen Schmetterlingsschuppen, Algen aus der *Chroococcaceen*- und *Palmellaceengruppe*, wurden, nach dem Grade der Häufigkeit aufgezählt, folgende Dinge in der Weinhefe beobachtet:

- 1) Myceliumstücke, insbesondere aber Conidien von *Peziza Fuckeliana* dBy. (= *Botrytis cinerea* Pers. und *B. acinorum* Pers.; vergl. Abschnitt IV.). Myceliumstücke während der Gährung absterbend; die Sporen fast immer ungekeimt, in seltenen Fällen vor Beginn der Gährung zur Keimung gelangt, und dann mit stehen gebliebenen Keimschläuchen versehen. Häufigste, nie fehlende Beimengung.
- 2) Mycelium und Sprossungsglieder von *Dematium pullulans*. Vegetirend im noch süssen Most, dann absterbend. (Vergl. De Bary in Hofm. Handb. II. 182; Löw in Pringsh. Jahrb. VI. 467.)
- 3) Mycelium und Conidien vom *Penicillium glaucum*. Ueberall, nie in Menge. Zuweilen auf dem Niveau des Mostes fructificirend. (Vergl. Abschn. IV.)
- 4) Ebenso Mycel und Conidien von *Oidium lactis* (?). (Vergl. Abschn. IV.) Während des Gährungsanfanges im grössten

Absatz, zwischen den *Saccharomyces*-Zellen wuchernd und dieselben aussaugend.

- 5) Allerlei unbestimmbare Pilzformen mit Sprossungsvegetation; darunter auch der Weinkahmpilz, *Saccharomyces Mycoderma* (vergl. Abschn. V.).
- 6) Sporen von *Ustilagineen*, *Uredineen*.
- 7) *Pleospora*conidien.

Diese sämtlichen „Verunreinigungen“ der Weinhefe, im Beginne der Gährung oft reich entwickelt, vegetiren während der Hauptgährung gar nicht, oder nur im untersten, gröbsten Hefeabsatz, beziehungsweise als unerwünschte Schimmeldecke auf dem Niveau. In die Hefe des abgelassenen Jungweines gehen sie, mit fast nur einer Ausnahme, selten über. — Nur die Conidien von *Peziza Fuckeliana* finden sich in jeder untersuchten Jungweinhefe. Fast nie gekeimt, selten einen abgestorbenen Keimschlauch tragend, sind sie gegen das Frühjahr hin immer entwicklungsunfähig, todt. (Taf. IV. Fig. 9.) Ihr Protoplasma ist stets contrahirt und granulös. *Oidium*, *Dematium* und *Penicillium*conidien gehen kaum in den Jungwein über, öfters aber andere, sprossende Pilze, welche zum Theil später, als Verursacher mancher Weinkrankheiten, im Weine zur Entwicklung gelangen mögen. — Genaueres hat sich darüber bei meinen Untersuchungen nicht ergeben.*)

Die untersuchten Hefeproben von Weissweinen zeigten in der Hauptsache folgende Zusammensetzung:

- 1) Drei Proben gesunder Pfälzer Weissweinhefe von 1869. (Gewonnen am 30. Novb. 1869.) Weitaus überwiegend *S. ellipsoideus*. Kein *S. apiculatus*, wenigstens kein vegetirender. In allen 3 Proben ausserdem eine Pilzform aus gestreckten, fast cylindrischen, meist isolirten, seltener mit je einer Sprossung noch versehenen Zellen; ruhend. Letztere nicht bestimmbar, vielleicht, aber schwerlich, *S. Pastorianus*.
- 2) Lössnitzer Weinhefe aus Kötzschenbroda von 1869. (Ende Novb. 1869.) Wenig, meist schon todter oder ruhender *S. apiculatus*. Sonst nur *S. ellipsoideus*.

*) Siehe Pasteur, Etudes sur le vin. 1866.

- 3) Nassauische Rieslinghefe von 1868 aus Oestrich. (Ende Januar 1869.) Ganz wie die Lössnitzer.
- 4) Badische (Markgräfler) Weissweinhafe von 1868. (März 1869.) Wie die vorhergehenden, erheblich mit *Saccharomyces Mycoderma* (dem Weinkahmpilz) verunreinigt, welcher bei der Cultur sich üppig entwickelt.
- 5) Badische (Offenburger) Weissweinhafe von 1868. (Frühjahr 1869.) Zwei Proben. Hauptmasse: *S. ellipsoideus*; wenig *S. apiculatus*, ruhend oder todt. Selten: Die unbestimmbare Pilzform aus No. 1.

Es zeigen also, bei mancherlei selbstverständlichen Schwankungen, die Gährversuche mit verschiedenem Material und die Untersuchung der verschiedenen Hefeproben wesentlich die gleichen Fermentpilzformen, in zwar ungleicher Vertheilung, aber gleicher Entwicklungsfolge.

Die Hauptgährung der Rothweine ist bekanntlich von derjenigen der Weissweine wesentlich verschieden*); der Most gährt mehrere Wochen lang auf den Träbern. Eigene derartige Gährversuche unterliess ich; von Hefeproben konnte ich nur wenige untersuchen. Einige badische und Pfälzer Rothweihen, vom November des Erntejahres oder Frühjahr des folgenden, zeigten übereinstimmend keinen *Saccharomyces apiculatus*, als lebendes Ferment ausschliesslich *S. ellipsoideus*. Zwischen den vegetirenden Zellen von *S. ellipsoideus* fanden sich sehr reichlich jene bei der Pfälzer Weissweinhafe No. 1 beschriebenen cylindrischen Zellen. (Taf. III. Fig. 13.) Sie waren sämmtlich todt, in Folge der erhöhten Diffusionsfähigkeit ihrer todtten Zellwände mit dem rothen Farbstoff des Weines imprägnirt, während die lebenden Zellen von *S. ellipsoideus* farblos blieben. Ueber Entwicklungsgeschichte und Bedeutung der cylindrischen Zellen war am todtten Material natürlich nichts zu ermitteln. Doch scheint das reichliche, regelmässige Vorkommen derselben in den verschiedenen Rothweihen immerhin darauf hinzuweisen, dass ihnen bei der Gährung der Rothweine eine bestimmte Function zukömmt. Vielleicht spielen sie im Beginne der Hauptgährung, bevor diese von *S. ellipsoideus* aus-

*) Vergl. Payen, Précis d. chimie industrielle. V. Aufl. Bd. II. f. 467

schliesslich geführt wird, eine ähnliche Rolle, wie sie *S. apiculatus* bei der beginnenden Hauptgährung vieler Weissweine wohl durchführen muss. Zu bestimmen vermag man allerdings diese Function für den einen Pilz dermalen so wenig, wie für den andern.

Woher kommen nun die als Alkoholfermente wirkenden *Saccharomyces*arten der Weinhefe? Entstehen sie durch Generatio spontanea im Moste; oder gelangen sie aus dem Pilzsporenreichtum des Gährraumes unmittelbar in den Most; oder sind ihre Keime auf, bzw. in den Traubenbeeren zu suchen?

Sie entwickeln sich nicht durch Generatio spontanea im Moste. Denn nicht nur ausgekochter, mit der zur Gährungserregung nöthigen Luftmenge verschlossener Most bleibt gährungs- und hefefrei; sondern auch frischer, durch wiederholte Filtration von Organismen gereinigter und sorgfältig verschlossener Most zeigt nach Wochen weder Gährung noch *Saccharomyces*entwicklung. Es versteht sich von selbst, dass ein Versuch, welcher durch Verunreinigung des Mostes mit zufällig hineingelangten Fermentzellen ein entgegengesetztes Ergebniss liefert, nichts beweist.

Die beschriebenen *Saccharomyces*arten der Weinhefe stammen der Regel nach ebensowenig aus dem Kelter- oder Gährraume. Ausgekochte, oder frisch filtrirte Mostproben geriihen, wenn ich sie unter Ausschluss der Nachbarschaft von Weintrauben, oder von normal gährendem Moste dem Luftzutritt aussetzte, nicht durch die bisher beschriebenen Fermentpilze in Gährung, sondern durch anderweitige, zufällig im Gährlocal vorhandene. Specieell wirkte in diesen Versuchen eine Fermentpilzform von *Saccharomyces*artiger Vegetation, aus sehr kleinen runden Sprossungszellen bestehend, deren weitere Entwicklung ich nicht untersuchen konnte.

Die Keime der Fermentpilze des Weinmostes werden also in oder auf den Beeren und Trauben zu suchen sein. Im Fruchtfleische der Beeren sind dieselben nicht nachzuweisen. Untersucht man dagegen die Oberfläche gesunder Beeren, so findet man auf ihr, bald in grösserer, bald in geringerer Menge, die specifischen Keime aller vorhin beschriebenen Pilzformen der

Weinhefe, insbesondere der *Saccharomyces*-arten. Auf pfälzischen, wie auf sächsischen Traubenbeeren konnte ich nachweisen: todte, ruhende, und, bei einiger Feuchtigkeit, langsam vegetirende Sprossungszellen von *S. apiculatus*, *S. ellipsoideus*, *S. conglomeratus*; höchst selten, aber sicher, Asci von *S. ellipsoideus*; nicht sicher bestimmbar Sprossungszellen von *S. Pastorianus*. Ferner Conidien von *Peziza Fuckeliana*, *Trichothecium roseum*, *Penicillium glaucum*, *Oidium*-formen (?), *Cladosporium Fumago*; Sporen von *Uredineen* und *Ustilagineen*; Bacterienformen; unbestimmbare Sprossungszellen. Auf Beerenstielen und Rispenästen der Trauben, zumal an etwas fauligen Stellen zeigten sich Mycelien von *Dematium pullulans* und *Peziza Fuckeliana*, Mycelien und Macroconidien von *Cladosporium Fumago* u. s. f. üppig entwickelt.

Auf verletzten oder schwach angefaulten Stellen der Beeren beginnen die *Saccharomyces*-Zellen eine lebhafte Vegetation; auch die sonst genannten Pilzsporen keimen. So gelangen beim Kelttern des Mostes ansehnliche Mengen bereits vegetirender *Saccharomyces*-Zellen und genannter Pilzmycelien in den Most. — Dieser wird sogleich in alkoholische Gährung versetzt, bei ganz kleinen Proben bisweilen sogar ohne weiteren Luftzutritt, wenn der Most seine Fermentpilze nicht mehr ruhend, sondern zur Vegetation schon erweckt enthält. — Aus ganz unverletzten gesunden Beeren sorgfältig bereiteter und verschlossener Most vermag allerdings ohne Luft nicht zu gähren, weil seine Fermentpilzkeime noch ruhend in ihn gelangt sind. *)

Lüftung des frischen Mostes fördert den Beginn und nachherigen Verlauf der Gährung. **) Man sollte denken, dass dabei dem Moste mancherlei fremde Pilzelemente zugeführt würden, welche die Weinhefe verunreinigten und deren Gähreffect störten: das Letztere scheint aber, soweit ich aus einigen Versuchen und untersuchten Proben Schlüsse ziehen darf, entschieden nicht der Fall zu sein. Ich sah kaum je eine reinere Nachgährungshefe aus *S. ellipsoideus*, als eine Pfälzer Weissweinhefe, deren Most mit Luft gepeitscht worden war. Bei diesem Process etwa in die Hefe gerathene heterogene Organismen waren auf die

*) Damit stimmen ältere Versuche von Gay-Lussac. Vergl. Pasteur, Etudes s. le vin. 83 ff.; v. d. Broek, Ann. Chem. et Pharm. CXV. 75.

**) Vergl. Annalen der Oenologie I. 21 ff. 64 f.

Dauer neben dem Alkoholgährungspilze nicht aufgekommen. — Bei einem Moste, der nach 48 Stunden trotz der Anwesenheit von vegetirendem *S. apiculatus* nicht recht gähren wollte, erhielt ich durch halbstündiges Umgiessen und Schütteln binnen wenigen Stunden energische Gährung. Dieselbe wurde durch die rasch gesteigerte Vegetation des vorher vorhanden gewesenen *S. apiculatus* unterhalten.

Mit dem Beginne der Hauptgährung gewinnen von den verschiedenen Organismen der Weinhefe die beschriebenen Fermentpilze die Oberhand. Die übrigen Formen unterliegen den am besten angepassten *Saccharomyces*arten. So die anfangs vorhandenen Bacterienformen, welche unterdrückt werden, sobald die Gährung beginnt, die Mycelien und Keimschläuche der Conidienform von *Peziza Fuckeliana* u. A. *) In vielen, wohl nicht in allen Fällen, übernimmt von den gleichzeitig anwesenden *Saccharomyces ellipsoideus*, *apiculatus*, *Pastorianus* und *conglomeratus* die Art *S. apiculatus* die anfängliche Leitung der Hauptgährung (bei Rothweinen vielleicht die unbestimmte cylindrische Form). Wenig später greift *S. ellipsoideus* mit üppiger Vegetation ein, führt die Hauptgährung mit zu Ende, und unterhält hauptsächlich oder ausschliesslich die Nachgährung**), an deren Schluss öfters noch *S. Pastorianus* ansehnlich zu vegetiren anfängt. Die Rolle des *S. conglomeratus* bleibt zunächst unbestimmt, jedenfalls unwesentlich. Bei krankhaften, späten Nachgärungen sah ich — in wenigen untersuchten Fällen — theils *S. ellipsoideus*, theils *S. Pastorianus* auftreten.

Fasst man das über die Naturgeschichte der Alkoholfermentpilze des Weinmostes Gesagte nochmals kurz zusammen, so ergeben sich als Alkoholfermente der Weinhefe einige, als Arten der gleichen Gattung *Saccharomyces* unter sich und mit dem Biergährungspilz eng verwandte Pilzformen. Ihr Ent-

*) Aehnliche Anpassungen an bestimmte Medien unter Ausschluss der Entwicklungsfähigkeit anderer vorhandenen Keime s. bei Pasteur, Bull. soc. chim. 1862, 66; (nach Jahresb. f. Fortschr. d. Chemie, Bd. 15, 474.)

**) Derselbe scheint auch von Maumené bei der Nachgährung des Champagners ausschliesslich beobachtet worden zu sein. Comptes rendus LVIII. 217.

wickelungsgang, der für eine Art noch vollständiger festzustellen ist, schliesst sich an denjenigen von *Saccharomyces cerevisiae* genau an. Diese Pilze, unter denen *S. ellipsoideus*, *apiculatus* und *Pastorianus* wesentlich zu nennen sind*) vegetiren auf der Oberfläche von Traubenbeeren, Stielen, Blättern u. s. w., jedenfalls auch auf anderen Gewächsen**), theils ziemlich mager, theils, bei Verletzung, Fäulniss etc. ihrer Substrate üppig, in derselben Weise, wie nachher im Traubenmoste. Selten bilden sie Ascosporen, deren Keimungsproducte gleichartige Sprossungsvegetationen darstellen. Mit anderweitigen Pilzformen, speciell Schimmelpilzen, stehen sie nicht in irgend welchem Entwicklungszusammenhang.

Die Vegetation dieser *Saccharomyces*arten erregt und unterhält die Alkoholgährung des Weines durch alle ihre Stadien. Wie weit diese Gährung als das Resultat verschiedener Einzelwirkungen der betheiligten Pilzarten anzusehen ist, darüber sollten fernere physiologisch-chemische Untersuchungen wünschenswerthen Aufschluss verschaffen.***)

Ober- und Untergährung, Ober- und Unterhefe erscheinen bei der Weingährung, wie bei der Biergährung, bedingt durch entsprechende Temperaturverschiedenheiten. Da aber die Weinhefen nie gezüchtet werden, so differenziren sich bei der Wein-Ober- und Untergährung keine verhältnissmässig beständigen Culturassen der betreffenden *Saccharomyces*arten. — In der Praxis der Weinbereitung wird bekanntlich, nach Gegenden

*) Auch Béchamp (Comptes rendus LIX. 626) führt drei Fermentpilzformen der Weinhefe auf; eine rundliche, eine ovale und eine längliche. Dieselben sind ohne Abbildungen natürlich nicht bestimmbar. Er fand aber auch von seinen 3 Formen specifische Keime, d. h. für jede Form gleichartige Zellen auf den Traubenbeeren.

**) Béchamp, ebenda Anthon's Zweifel über Vorhandensein und Herkunft eigenartiger Gährungspilzkeime erledigen sich damit. (Vergl. Dingler's Pol. Journ. Bd. 157. 301.) — Dass bei der Weingährung einzelne Gährungspilzkeime auch anderswoher als von den Trauben, z. B. von den Keltergeräthschaften u. s. w. in den Most gerathen können, versteht sich bei der allgemeinen Verbreitung dieser Pilze (S. u. S. 42) von selbst. Sie werden aber nach Zahl und Entwicklungsfähigkeit neben den von der Traube stammenden um so weniger in Betracht kommen, da die Kelter- und Gährgeräthschaften nach geschehenem Gebrauche stets möglichst gereinigt werden.

***) Vergl. Béchamp, Comptes rendus LVIII. 114. Maumené, ebenda 219.

und Weinsorten verschieden, Obergährung und Untergährung angewandt. *)

In Beziehung auf die Hefe von Obstweinen fehlt es mir, bei gleichzeitigem völligen Mangel brauchbarer morphologischer Literatur, an vollständigen Untersuchungsreihen. Nur flüchtig konnte ich einige Aepfelweinhaefen aus Waltershausen in Thüringen und von Frankfurt a. M. untersuchen. Diese zeigten ziemlich wechselnde, bunte Zusammensetzung aus *Saccharomyces*-formen, aus sicher heterogenen, und aus zweifelhaften Dingen. Es fanden sich *S. ellipsoideus* in ziemlich erheblicher, *S. Pastorianus* und *apiculatus* in geringerer Menge. (Taf. III. Fig. 8.) Zur Bestimmung der Einzelformen wären viele, zum Theil sehr schwierige Specialculturen nothwendig gewesen. In Sporenculturen der Aepfelweinhaefen kam neben den bereits genannten *Saccharomyces*-formen eine zum Vorschein, über deren Gährungswirkung eine Feststellung nicht anging, welche indess morphologisch durch die Beschaffenheit ihrer Asci von Interesse ist. Bei ihr werden einzelne keulige Sprossungszellen, oft noch zu zweien verbunden, zu Sporenschläuchen. In diesen liegen die Sporen ganz frei, von Epiplasma spärlich umgeben. Der ganze reife Ascus gleicht den Ascis typischer Ascomyceten mehr, als alle Ascusformen der bisher beschriebenen *Saccharomyces*-arten. (Taf. III. Fig. 8.)**)

Die Gesamtfrage nach Herkunft und Entwicklung der Alkoholfermentpilze der Obstweinhaefe ergibt die gleichen Gesichtspunkte, welche bei der Weinhefe eben erörtert wurden.

*) Vergl. Pohl, Dinglers P. J. Bd. 164, 134. Blankenhorn in Annalen der Oenologie I. 2. u. 3. Heft. Stahlschmidt a. a. O. 50 ff.

**) Vielleicht auch eine Form von *S. conglomeratus*?

III.

Selbstgährungen durch Gährungspilze, welche zufällig und unmittelbar aus dem Gährraume in die Gährmaterialien gelangen. —

Belgische Biergährung.

Ausser den bisher behandelten, technisch betriebenen Alkoholgährungen der Bierwürze und Branntweinmaische durch zugeführten *Saccharomyces cerevisiae*, und des Wein- und Obstweinmostes durch *Saccharomyces*formen, welche dem Gährmaterial anhaften, kommen theils technisch verwerthet, theils zufällig und unerwünscht, mancherlei Alkoholgährungen vor, welche morphologisch noch kaum untersucht sind, und hier wenigstens kurz berührt zu werden verdienen. Sie unterscheiden sich von den schon beschriebenen Gährungsformen zunächst dadurch, dass bei ihnen weder dem Gährmaterial ein bestimmter Fermentpilz zugeführt wird, noch das Ferment in dem Gährmaterial vegetirend schon von vornherein enthalten ist. Es sind Selbstgährungen, durch Fermentorganismen bedingt, welche in zunächst zufälliger Mischung aus der Atmosphäre in dem Luftzutritt ausgesetzte Gährmaterialien gerathen.

Hierher gehören zuvörderst die verschiedenen Alkoholgährungen unserer eingemachten Früchte, Fruchtsäfte, Zuckerlösungen u. s. f., deren oft üppig entwickelte Fermentorganismen nie genau untersucht worden sind. Zweitens manche unwillkommene Nachgährungen unvollständig vergohrener alkoholischer Getränke, insofern diese Nachgährungen nicht durch Fermente geleitet werden, deren Keime schon mit den Fermenten der Hauptgährung in die Gährmaterialien ge-

kommen sind. Endlich die Selbstgährungen von Bierwürzen, welche, als deren ursprüngliche Gährungsform, bei der Bereitung belgischer Biere heute noch allgemeine Anwendung finden.

Ueber die Untersuchung belgischer Spontanbierhefen sei hier zuerst berichtet. Ich untersuchte Brüsseler Pharo „en pleine fermentation“, und analoges Material einige Monate später. Der Transport von Brüssel nach Halle geschah gerade in sehr kalten Wintertagen; die „volle Gährung“ wurde in Folge dessen möglichst reducirt. — Das Bier gährte bei der Ankunft kaum, die Hefe bestand in der Hauptsache aus theils ruhenden, theils langsam vegetirenden bekannten Fermentpilzen. Ein Theil der Sprossungszellen hatte sich zu Sporenschläuchen entwickelt, wohl im Zusammenhang mit einer der Vegetation unzuträglichen Temperaturerniedrigung. Im Keller wurde alsbald die Gährung wieder lebhaft.

Die Hefe selbst war, entsprechend ihrer zufälligen Zusammensetzung aus den heterogensten Pilzkeimen des Gährlocals, seiner Geräthschaften und seiner Luft, so bunt, dass an eine Bestimmung ihrer sämtlichen Alkoholgährungspilze durch Einzelcultur nicht gedacht werden durfte. Von bekannten Formen fanden sich darin alle bisher erwähnten, *S. cerevisiae*, *apiculatus*, *ellipsoideus*, *exiguus*, *Pastorianus*; ferner nach *Saccharomyces*art Sporen bildend cylindrische Sprossungszellen — ähnlich dem unbestimmten Pilze der Rothweihefe. Ueberwiegend war anfangs *S. cerevisiae*, später *S. ellipsoideus* vorhanden. Beide zeigten theils bei der Ankunft, theils bei späterer Sporencultur, Ascosporenbildung. (Taf. II. Fig. 9. 10.)

Die Zusammensetzung einer solchen Spontanbierhefe mag allmählig in einem bestimmten Gährlocal eine gewisse Constanz erreichen, da deren Elemente zwischen der Luft und den Wänden etc. des Gährraumes einerseits, dem Gährbottich andererseits ihren Aufenthalt regelmässig wechseln. Constante, wohlangepasste Culturformen der beteiligten Fermentpilze werden aber dabei nicht erzogen.

Zur Vergleichung mit der belgischen Bierselbstgährung machte ich auch einige Selbstgährungsversuche mit Würzen. Die specielle Frage bei diesen Versuchen war: welcherlei Organismen gelangen in einer Bierwürze zur Entwicklung, welche

dem Luftzutritt einige Zeit ausgesetzt, dann entzogen wird; welche davon bedingen die Alkoholgährung der Würze? Die auftretenden Formen zeigten eine reiche Mannigfaltigkeit. Erst kamen — ohne jede Beziehung zur Gährung und bei beginnender Gährung bald unterdrückt, *Bakterien*, dann allerlei unbestimmbare, kleinzellige, durch Sprossung sich vermehrende Pilze; endlich grosse, elliptische, ovale oder runde Sprossungszellen, mit deren Auftreten die Gährung bemerkbar wurde. Wurde nun das Gährgefäss vor Luftzutritt geschützt und in Untergährungstemperatur gehalten, dann die Gährflüssigkeit alle paar Tage erneut, so erhielt ich nach etwa 3 wöchentlicher Cultur eine leidlich reine Hefe, wesentlich aus *S. cerevisiae* vom Ansehen der Unterhefeform bestehend. *S. cerevisiae* befand sich zu dieser Zeit reichlich in der Luft meines Arbeitsraumes. Er gelangte, wenn der Ausdruck gebraucht werden darf, verwildert in unkenntlicher Form in die Selbstgährungscultur. Da accommodirte er sich alsbald wieder, und stellte, unter Verdrängung minder angepasster Formen, seine Unterhefevarietät wieder her.

Nicht jeder mit Bierwürze angestellte Selbstgährungsversuch verlief wie der eben beschriebene. Oft kamen *Bakterien* und nach ihnen Schimmel in solcher Menge, dass der Versuch unbrauchbar wurde. — Ein anderer Fall, der besonderer Erwähnung werth scheint, zeigte als Hauptfermentpilz einer Spontanalkoholgährung von Würze den *S. ellipsoideus*. Der Versuch fand zu einer Zeit statt, in welcher mein Arbeitsraum jedenfalls weinhefefrei war, und spricht neben den Erscheinungen bei der Pharogährung für die von Trauben und Weinmost ganz unabhängige allgemeine Verbreitung dieses Gährungspilzes in der Luft.

Sonstige Selbstgährungsversuche mit ausgekochtem und filtrirtem Traubensaft, ebenso Zuckerlösungen, die Untersuchung gährender Compots, ergaben kein nennenswerthes Resultat, da sie nicht entsprechend ausgedehnt und verfolgt werden konnten. Sie zeigten mancherlei, von den beschriebenen verschiedene, vermuthliche Fermentpilzformen mit *Saccharomyces*artiger Sprossung. Doch war es weder möglich, deren Fermentwirkung durch Einzelcultur nachzuweisen, noch ihre *Saccharomyces*natur durch Sporenerziehung darzuthun. — Aus der weiteren Verfolgung

gerade dieser Alkoholgährungen würde voraussichtlich eine nicht unerhebliche Vermehrung der *Saccharomyces*arten sich ergeben.*)

*) Leider habe ich versäumt, Rohrzuckerlösungen beaufsichtigter Selbstgährung auszusetzen. Es wäre sonst von hohem Interesse gewesen, Jodin's Versuche zu bestätigen, welche die Existenz eigenartiger Alkoholfermentpilze wahrscheinlich machen, die den Rohrzucker ohne Umsetzung direct vergähren. (Comptes rendus LIII. 1253.)

IV.

Den bisherigen Ausführungen widersprechende Literaturangaben. Kritik und Zurückweisung derselben, insbesondere der Behauptung eines Entwicklungszusammenhanges der wichtigsten Alkoholgährungspilze mit bestimmten Schimmelpilzen.

Die bisherigen Abschnitte haben bei allen untersuchten Alkoholgährungen, technisch verwertheten und eingeleiteten, wie zufällig eingetretenen, als Alkoholfermentpilze eine Anzahl wohl unterscheidbarer, in allen wesentlichen Punkten der Organologie und Entwicklungsgeschichte übereinstimmender Arten einer Ascomycetengattung, *Saccharomyces*, kennen gelehrt. Diese besitzt als Vegetationsorgan ausschliesslich sogenannte Sprossungszellen, als Reproductionsorgane aus einem Theil der Sprossungszellen unmittelbar entstandene Asci und in diesen erzeugte Ascosporen. Aus der Keimung letzterer entwickeln sich gleiche vegetative Sprossungszellen wieder. Irgend andere Organe fehlen diesen Pilzen, insbesondere fehlt ihnen die Bildung des gewöhnlichen Vegetationsorganes aller andern Pilze, des fädigen Myceliums.

Der Mangel eines solchen und der Umstand, dass man die vorstehend nachgewiesene Sporenbildung der *Saccharomyces*-formen bisher nicht kannte, haben, fast eben so lange, als man die Sprossungsvegetation dieser Pilze kennt, die Vermuthung nahe gelegt, dieselben seien keine selbstständigen Pilzarten, sondern nur untergeordnete Organe, Glieder im Entwicklungsgange anderer, höherer Pilzarten. Diese Vermuthung hat nichts Auffälliges, wenn man erwägt, dass es, insbesondere aus der Gruppe der Ascomyceten und Basidiomyceten, allerlei Pilze giebt, deren Sporen oder abgegliederte vegetative Zellen unter Um-

ständen längere Zeit sprossen, und als Sprossungszellen abgelöst vegetiren, alsdann wieder zusammenhängende Zellenfäden, Mycelien bilden und Fructificationsorgane tragen (*Taphrina**), *Exobasidium***), *Dematium****) u. s. f.).

Vereinigte man alle sprossenden Vegetationsformen irgend welcher Pilzarten, ohne jede Rücksicht auf ihr Vorkommen und ihre physiologischen Eigenschaften, unter einem morphologischen Begriff Hefe, und wies nach, dass gewisse solche Sprossungsformen Entwicklungsglieder höherer Pilze seien, so liess sich am Ende von „Bierhefe“, „Weinhefe“, „Aepfelweinhefe“ Aehnliches erwarten, wie von „Exoascushefe“, „Dematiumhefe“. Die Nachweisung der Ascosporenbildung der Alkoholgährungspilze genannter Hefen bringt nun die Frage auf einen ganz andern Standpunkt.

Die Kenntniss der Sprossungsvegetationen von *Exobasidium*, *Taphrina*, *Dematium*, und ihrer Zugehörigkeit zu Ascomyceten- und Basidiomyceten-Arten ist übrigens viel neuer, als die Hypothese, dass die Gruppe der Alkoholgährungspilze, die „Hefe“ im engern Sinne, nur einen eigenthümlichen Entwicklungszustand höherer Pilze vorstelle, welcher, ohne jemals zu fructificiren, endlos gleichartiger Vermehrung fähig sei. In bescheidener Fassung wurde diese Meinung dadurch begründet, dass man aus Portionen sich selbst überlassener Bierhefe zwei oder drei Schimmelpilzformen herauswachsen sah. Diese bestimmten Schimmelpilze galten zunächst als Stammpflanzen der Bierhefe, dieselben und noch andere Schimmelpilze als Ausgangspunkte für die Bildung von Wein- und Obstweinhefe. Schliesslich aber sollten alle oder fast alle Pilze unter gewissen Bedingungen „Hefe“ bilden; oder es sollte gar jede, aus ihrem Gewebeverbande gelöste, lebensfähige Zelle eines pflanzlichen oder thierischen Gewebes unter Umständen „Hefezellen“ entwickeln.†)

Die weitgehenden zuletzt genannten Ansichten haben, wenigstens in botanischen Kreisen, nicht allzuviel Anklang gefunden. Die enger gefasste alte Meinung dagegen, dass „Hefe“ ein Zustand bestimmter Schimmelpilze sei, ist von so verschied-

*) De Bary, Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pilze I. 48.

**) Woronin, Verh. d. Freiburger Naturf. Gesellsch. 1867. Bd. IV. Heft 4.

***) Löw, Pringsh. Jahrb. VI. 467.

†) Vergl. Karsten, Chemismus der Pflanzenzelle. 1869. S. 37. 65.

denen Seiten, und trotz allem Widerspruch in den Einzelnbeweisen, stets mit soviel Bestimmtheit vorgetragen worden, dass sie sich in den weitesten Kreisen zahlreiche Anhänger erworben hat. Aus dieser Rücksicht mögen, obgleich sie durch die oben gegebenen Nachweisungen eigentlich erledigt sind, ihre Beweismittel einer kritischen Prüfung unterworfen werden.

Als Material behandelt die einschlägige Literatur hauptsächlich die Bierhefe. Von dieser soll darum zunächst die Rede sein. Als Bierhefe liefernde Schimmel werden *Mucor*

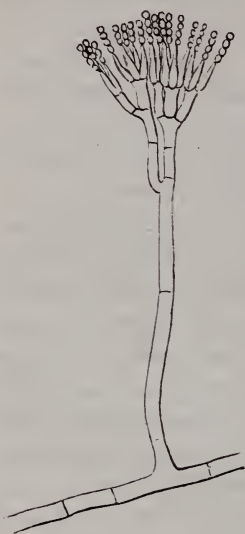


Fig. 1.

Penicillium glaucum. Conidienträger von einem Myceliumfaden entspringend. Vergrößerung 375. (Nach de Bary.)

Mucedo (Lk.) Fres., *M. racemosus* Fres., *Penicillium glaucum* Lk. und *Oidium lactis* Fres. genannt. Die Bekanntschaft mit diesen Pilzen glaube ich zwar im Folgenden einigermassen voraussetzen zu dürfen. Es sei aber gleichwohl ein kurzer Bericht über diejenigen Thatsachen gestattet, welche man bezüglich der Organologie, Entwicklungsgeschichte und der physiologischen Eigenthümlichkeiten dieser Schimmelpilze dermalen kennt. *)

Penicillium glaucum Lk. (= *P. crustaceum* Fries) (Fig. 1.) ist der verbreitetste unserer gemeinen Schimmelpilze; ein Schimmel, den man auch dem Laien sicher bezeichnen kann als denjenigen, welcher auf unserer Tinte die bekannten blaugrauen Ueberzüge bildet. Er findet sich auf schlechterdings allen zersetzungsfähigen organischen Substanzen, mit Vorliebe zumal auf Obst,

Speiseresten u. s. w. Darauf bildet er anfangs weissliche, dann blaugraue, zuletzt fast graugrüne, dichtflockige, durch abgelöste Sporen oft pulverig bestäubte Ueberzüge. Auf dem Substrate vegetirt sein Mycelium in Gestalt von reichverzweigten, straffen, durch Querwände in cylindrische Glieder-

*) Vergl. de Bary, Schimmel und Hefe. Samml. gemeinverständl. wissenschaft. Vorträge, herausgeg. v. Virchow u. Holtzendorff. 87. u. 88. Heft. Berlin, 1869.

zellen getheilten Pilzfäden. Einzelne Zellen schwellen zuweilen blasig an. *)

Senkrecht vom Mycelium erheben sich, bei üppiger Entwicklung dicht neben einander, kurze, aus wenigen cylindrischen Zellen bestehende Aeste, die Träger von Conidien, d. h. geschlechtslos erzeugten, abgeschnürten Sporen. Diese Aeste stellen bald ihr Spitzenwachsthum ein, ihre Endzelle spitzt sich pfriemenförmig zu, und gleichzeitig entwickelt die nächstuntere Zelle einige ähnliche, einzellige Zweige, deren Spitzen mit derjenigen der Endzelle gleiche Höhe erreichen. Jede der pfriemenförmigen Zellen (Sterigmen) schnürt alsdann auf ihrer Spitze eine Conidie nach der andern ab, sodass, weil die Conidien anfangs zusammenhängend bleiben, auf jedem Sterigma eine Kette von Conidien, auf dem gesammten Conidienträger ein Pinsel aus Conidienketten entsteht. Diese Conidienpinsel werden meist noch üppiger, indem nicht allein die Endzelle, und die nächst untere Zelle Sterigmen bilden, sondern noch mehrere nach rückwärts liegende Zellen des Conidienträgers Aeste austreiben, die, in gleicher Höhe mit den erstgenannten, Sterigmen und darauf Conidienketten tragen.

Die völlig reifen Conidienketten fallen auseinander. Die einzelnen Sporen sind dann kugelförmig, von einer schwach blaugrauen Pilzcellulosemembran umgeben, mit fettreichem Protoplasma erfüllt. Sie sind sofort und bleiben ziemlich lange keimfähig. Ihre Keimung erfolgt leicht auf dem Substrat, auf dem sie gebildet wurden, oder auf und in ähnlichen Lösungen, zumal Zuckerlösungen, Obstsaften u. s. w. Dabei schwellen die Conidien erst aufs Doppelte und Dreifache ihres Volumens an, und treiben dann einen zumeist dicken, alsbald septirten Keimschlauch. Dieser kann bei kümmerlicher Ernährung unmittelbar ärmliche Sporenketten bilden **); unter normalen Verhältnissen wächst er aber in aller kürzester Frist zu einem stattlichen Mycelium heran, das binnen 24—48 Stunden wieder die gleichen Conidienträger bildet.

Irgend eine andere Entwicklung der *Penicillium*sporen, als zu Keimschläuchen, welche gleichartiges Mycel und gleichartige

*) Vergl. de Bary im Jahresb. der gesamt. Medic. v. Virchow u. Hirsch. 1867. Bd. II. 248.

**) Vergl. Hoffmann, Bot. Ztg. 1869. Tf. IV. 17 b.

Conidien reproduciren, ist niemals bestimmt beobachtet worden. Man kennt mit Sicherheit weder den Zusammenhang des *Penicillium* mit irgend welchem „Hefepilz“, noch mit anderweitigen Schimmelpilzen, soviel auch dergleichen behauptet worden ist. Eben sowenig kennt man, wie von andern analogen Schimmelpilzen, eine höhere Fruchtforn, Ascus- oder Basidienfruchtforn von *Penicillium*. Es unterliegt allerdings, nach entsprechenden anderwärts bekannten Thatsachen, keinem Zweifel, dass *Penicillium glaucum*, als morphologisch untergeordnetes Entwicklungsglied, als Conidienform, dem Entwicklungsgange irgend eines höheren Pilzes, eines Asco- oder Basidiomyceten angehört.

Bezüglich der Wirkung auf sein Substrat ist *Penicillium glaucum*, bei vorhandenem Luftzutritt, ein typischer Verwesungspilz. Es überträgt den Sauerstoff der Luft auf sein Substrat, und fördert die Verbrennung des letzteren zu Kohlensäure und Wasser. Bei Luftabschluss kann die einmal begonnene Vegetation dem Substrate ihren Bedarf an Sauerstoff entziehen, und wohl dadurch weitere Spaltungen im Substrate anregen, welche man als Gährung bezeichnet. Dass es unter solchen Umständen die Alkoholgährung einer Zuckerlösung erzeuge, ist nicht bekannt. Nachgewiesen ist dermalen nur seine Fermentwirkung auf Tanninlösung. *) Wenn *Penicillium glaucum* auf einer solchen bei unbeschränktem Luftzutritt wächst, so fördert es unter üppiger vegetativer und reproductiver Entwicklung die Zersetzung der Tannins in Kohlensäure und Wasser. Bei Luftabschluss nach einmal begonnener Vegetation gezogen, wächst es nur spärlich und bewirkt die Gallussäuregährung des Tannins, dessen Spaltung in Gallussäure und Zucker.

Als *Oidium lactis* Fres. **) (Fig. 2. s. nebenstehend) bezeichnet man einen Schimmelpilz, der insbesondere auf saurer Milch sich häufig findet, und darum vielfach, absolut irrthümlich, als Milchhefe, Milchsäurehefe bezeichnet worden ist. Mit der Milchsäuregährung hat er gar nichts zu schaffen. ***) Er wächst ebenso, ohne jeden Schaden, auf frischer süsser Milch.

*) van Tieghem, Ann. sc. nat. Botanique. 5. sér. tom. VIII. 210 ff.

**) Fresenius, Beitr. z. Mykol. I. 23.

***) Ueber deren Ferment vergl. Pasteur, Ann. Chim. et Phys. III. sér. tom. 52. p. 409 ff. und oben S. 20.

Diese mag die Sporen von *Oidium lactis* wohl aus dem Stall mitbringen, dessen Mist das ständig beliebte und wohl ursprüngliche Substrat des Pilzes vorstellt. *Oidium lactis* gedeiht übrigens auf allen schimmelnährenden Substanzen, insbesondere auch auf Speiseresten.

Der schneeweiße, flaumige, von diesem Schimmel gebildete Ueberzug besteht aus einem querwändigen Mycelium von ähnlicher Beschaffenheit, wie das von *Penicillium glaucum*, von welchem es sich durch grössere Straffheit seiner Verzweigungen auszeichnet.

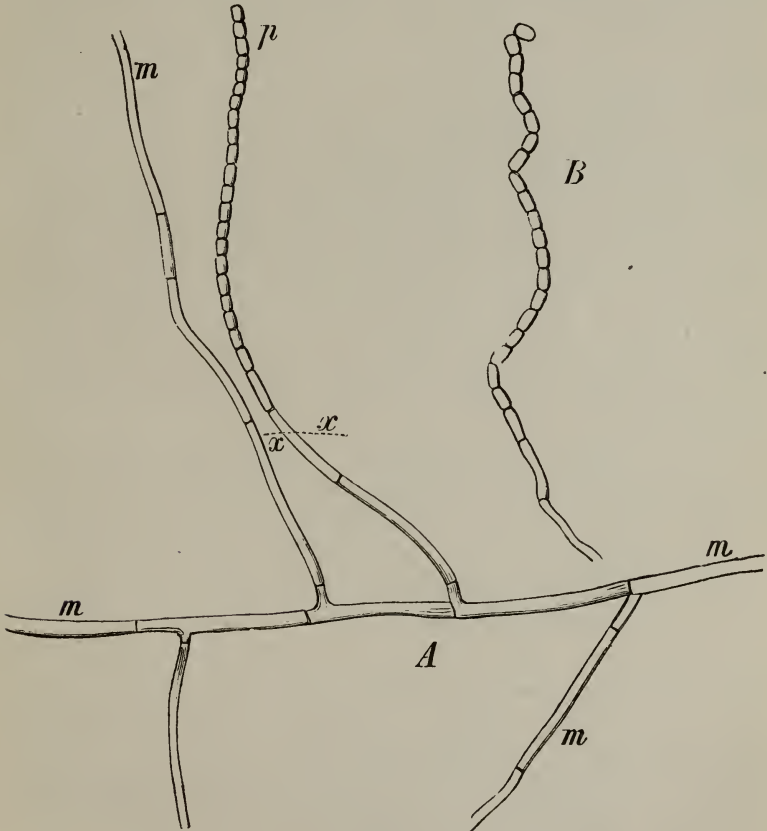


Fig. 2.

Oidium lactis. Vergr. 350. A Verzweigte, in dem flüssigen Substrat horizontal ausgebreitete Myceliumfäden m—m, mit einem, bei der Linie x—x schräg in die Luft sich erhebenden, durch Querwände in eine Kette cylindrischer Sporen p getheilten Aste. B Sporenkette im Beginn der Trennung ihrer Glieder von einander. (Nach de Bary.)

Von dem Mycelium erheben sich die conidienbildenden Aeste, etwas dicker als die Mycelfäden, ebenso septirt. Nach kurzem Längenwachsthum theilt sich, mit Ausnahme des untersten Stückes, der ganze Ast in eine Reihe kurzcyllindrischer Glieder von 8—11 Mik. Länge. Diese lösen sich bald auseinander, indem die ganze Kette erst nach Gliedergruppen zickzackförmig sich biegt, und dann zerbröckelt. Nachher findet man die Glieder isolirt in Menge auf dem Substrate, auf welchem sie oft sogleich die Keimung beginnen. Diese geschieht gewöhnlich so, dass von der cylindrischen Zelle an einem oder beiden Enden seitlich je ein Keimschlauch ausgetrieben wird. (Taf. IV. Fig. 7.) Letzterer wächst dann zum gleichartigen conidientragenden Mycelium wieder heran, dem seine Spore entstammte. — Bei schlechter Ernährung zerfällt wohl auch die Spitze des Keimschlauches sogleich in Conidien. (Taf. IV. Fig. 8.) Aus einer und derselben Conidienform kommen oft Keimschläuche und Mycelien von sehr ungleicher Stärke, sodass man verschiedene, analoge Arten vor sich zu haben glaubt. Zuweilen schwelen auch die Conidien vor der Keimung zu kugeligen Zellen an, sodass sie mit *Penicillium*sporen verwechselt werden können (Taf. IV. Fig. 8.); oder sie blähen sich zu grossen ovalen Blasen auf, welche dann Keimschläuche und normales Mycelium entwickeln.

Andere Dinge, als die gleichen Mycelien und gleichen Conidienträger, hat man bei der Keimung der Glieder von *Oidium lactis* nie nachweislich sich entwickeln sehen. Zwar ist mehrfach das Hervorgehen von *Penicillium* und *Mucor* aus ihnen behauptet worden. Die dafür beigebrachten Beweise thun aber theils geradezu dar, dass ihre Verfechter *Mucor* und *Oidium lactis* verwechselt haben, theils stützen sie sich offenbar auf abnorme Keimungserscheinungen von Conidien des *Oidium lactis**), welche, aus eben erörterter Ursache, irrthümlich für *Penicillium*sporen gehalten wurden. — *Oidium lactis* gehört allerdings, wie *Penicillium*, voraussichtlich in den Entwicklungsgang eines höheren Pilzes, — etwa eines mistbewohnenden Ascomyceten? — als Conidienform.**)

*) Hoffmann, Bot. Ztg. 1869. Tf. IV. 17. h.

**) Nicht selten tritt *Oidium lactis* auf Häuten des Wein- und Bierkahmpilzes auf, steht aber dann nachweislich weder mit dem Kahmpilze,

Unter den Namen *Mucor Mucedo* Fres. und *racemosus* Fres. ist eine Gruppe von *Mucor*-formen allgemein bekannt, theils vorwiegend als Mistbewohner, theils als Ansiedler auf Speiseresten jeder Art, Brod, Obst und Fleisch insbesondere. Man hat dieselben vielfach untersucht und beschrieben, aber noch nie systematisch genau abgegrenzt und unterschieden. *) Sie bilden auf den genannten Substraten mehr oder minder üppige Schimmelrasen von weisslicher, grauer, bis rehbrauner Färbung.

Die eine der beiden Formen, *Mucor Mucedo*, erhält man sicher und reichlich, wenn man unter Feuchtigkeitwahrung frischen Pferdemist unter eine Glasglocke bringt. Binnen einigen Tagen erscheint auf dem Mist eine Menge des langfädigen, starken, reich verzweigten, schneeweissen Myceliums. Dieses entbehrt in jüngerem Zustande der Querwände, besitzt Cellulosemembranen und körnig-schleimigen, vacuolenreichen Inhalt. Bald nachher treten zahlreiche, oft bis einige Centimeter lange, vom Mycelium abstehende Fäden auf, mit endständigen, erst weissen, zuletzt schwarzen Köpfchen von Stecknadelknopfgrösse. Diese Köpfchen sind die charakteristischen Sporangien des *Mucor*. Von ihrem Träger durch eine kuppelförmig erhobene Querwand (Columella) abgegrenzt, stellen sie kugelige einzellige Blasen dar, in welchen durch Theilung des gesammten Plasma sehr zahlreiche Sporen sich bilden. Letztere werden nach der Reife aus der collabirten Sporangienhülle entleert. Sie sind ellipsoidisch, farblos, glattwandig; im Allgemeinen gebaut wie die Conidien von *Penicillium*.

Von nächstverwandten *Mucor*-arten, z. B. *Mucor stolonifer* Lk. kennt man ausser der beschriebenen Sporangienfructification eine

noch mit den Fermentpilzen von Wein und Bier in irgend welchem Entwicklungszusammenhang.

*) Sie sollen auch hier nicht bestimmt werden. Die Brod, Obst und Fleisch bewohnenden Formen, von welchen im Folgenden die Rede ist, entsprechen unzweifelhaft dem *M. racemosus* in Fresenius' und der späteren Autoren Sinne. Die Mistbewohnenden bilden einen Theil des *Mucor Mucedo* Fres. und der neueren Autoren. Dabei muss unentschieden bleiben, ob bei genauer systematischer Behandlung aus der z. Z. mit *M. Mucedo* und *racemosus* bezeichneten Gruppe nicht noch mehrere Formen als Arten auszuscheiden sein werden. (Fresenius, Beitr. z. Mykol. I. 7. 12. Hoffmann, Icones analyticae IV. 79. Tf. 19 u. 20. De Bary u. Woronin, Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pilze. II. 33.)

den Entwicklungsgang abschliessende Bildung von Copulations-sporen, Zygosporien. Diese bilden ein wesentliches Glied im Entwicklungsgange einer *Mucor*species überhaupt, und existiren ohne Zweifel auch bei *Mucor Mucedo*, obgleich sie noch nicht sicher beobachtet sind. Die anderweitig beschriebenen Fortpflanzungsformen von *M. Mucedo* können hier füglich unerwähnt bleiben. — *Mucor racemosus* verhält sich in Beziehung auf bekannte und vermuthete Entwicklungsglieder wie *M. Mucedo*, von dem er sich im Allgemeinen durch seinen Standort (er liebt Fleisch und Obst etc.), unterscheidet, sowie durch die beträchtlich geringere Grösse seiner Sporangien, welche auf ihren Trägern zu lockeren „Trauben“ vereinigt stehen.

Die Sporen von *Mucor Mucedo* und *racemosus*, wie sie in den kugeligen Sporangien gebildet werden, keimen, sogleich nach der Reife und lange nachher, leicht auf sauren Fruchtsäften, Zuckerlösungen u. s. f. Sie schwellen dabei zu rundlichen Blasen an und treiben meist je einen oder zwei Keimschläuche, welche unter geeigneten Bedingungen rasch Mycelium und Sporangienträger reproduciren. (Taf. IV. Fig. 1.)

In alkoholgährungsfähigen Lösungen untergetaucht zeigen dieselben Sporen ein von ihrer gewöhnlichen Keimung eigenthümlich abweichendes Verhalten. Sie schwellen viel beträchtlicher, als bei normaler Keimung an, und treiben, unter Ausscheidung grosser Vacuolen im sonst homogenen Plasma, an mehreren Stellen ihrer Oberfläche statt der Keimschläuche kurze, blasige Membranausstülpungen. Durch Einschnürung und Querwandbildung an der Basis als fast kugelige Tochterzellen abgegrenzt, wiederholen diese Aussackungen den gleichen Sprossungsvorgang, der an ihren Mutterzellen noch fort dauert. Bald trennen sich Mutter- und Tochterzellen und nun verhalten sich letztere durch zahllose Generationen erstern gleich, sie schnüren stets neue Sprossungen ab. (Taf. IV. Fig. 2.) Diese theilen sich zuweilen durch einige Querwände in eine kurze Reihe von Zellen, von denen jede wieder seitliche Sprossungen austreibt. (Taf. IV. Fig. 3, 4.) So entwickeln sich aus den Sporen, statt des querwandlosen Myceliums, Verzweigungssysteme aus kurzen, kugeligen Gliederzellen, welche sich trennen und einzeln lebens- und durch Sprossung vermehrungsfähig sind. Diese Sprossungsvegetation von *Mucor Mucedo* und *racemosus* versetzt ihre Nährflüssigkeit in alkoholische Gährung.

Man hat sie darum, mit Rücksicht auf ihre kugeligen Zellen, „Kugelhefe“ genannt.

Nicht allein die Sporen der genannten *Mucor*-formen entwickeln, in gährungsfähige Lösung versenkt, solche, mit der Wirkung eines Alkoholfermentes begabte Sprossungsvegetationen. Die gleiche Wirkung zeigt, unter entsprechender Formänderung seiner Verzweigungen, jedes lebensfähige Myceliumstück des *M. Mucedo* und *racemosus*. Versenkt man einen auf anderen Substraten erwachsenen *Mucor*rasen in eine Gährflüssigkeit, so bilden nicht nur die keimenden Sporen „Kugelhefe“, sondern das vorher, bei guter Ernährung, aus typisch querwandlosen Fäden bestehende Mycelium theilt sich alsbald durch zahlreiche Querwände, seine einzelnen Zellen schwellen tonnenförmig an, und verzweigen sich üppig durch Sprossungen von wechselnden Formen. Diese lösen sich von dem Ursprungsmycelium ab und sprossen weiter, wie ihre Mutterzellen und die von Sporen abstammenden Sprossungsvegetationen. Wie diese, erregen sie alkoholische Gährung ihrer Nährflüssigkeit.

Die Mycelien von *Mucor Mucedo* und *racemosus* zeigen, nachdem sie Sporangien getragen haben, vor ihrem Absterben — oder bei schlechter Ernährung schon vor der Sporangienbildung. —, häufig eine Erscheinung, die man als Gemmen- oder Brutzellenbildung bezeichnet hat. Das Protoplasma der alten Mycelfäden (auch der Sporangienträger) sammelt sich, wie Flüssigkeitstropfen in einer engen Glasröhre, auf Portionen in regelmässigen Abständen im Verlaufe der Fäden. Jede einzelne Portion grenzt sich durch Querwände vom übrigen, wässrigen Zellinhalte des Fadens ab. Je nach der Menge des so abgegrenzten Plasma's folgen innerhalb desselben noch weitere Querwandbildungen, oder nicht. So kommen schliesslich, einzeln oder reihenweise vereinigt, an den Fadenenden runde oder birnförmige, in der Fadenmitte cylindrische oder tonnenförmige Zellen zu Stande, deren Membranen sich beträchtlich verdicken und gelbliche Färbung annehmen. *) (Taf. IV. Fig. 6.) Nach dem Absterben des Myceliums bleiben diese Zellen lange Zeit hindurch entwicklungsfähig, und keimen, entsprechend ernährt, wieder zu

*) Auch an schlecht ernährten Keimschläuchen, welche kaum 6 Mal so lang sind, als der Durchmesser ihrer Sporen beträgt, tritt Gemmenbildung ein. Siehe Taf. IV. Fig. 5.

Mucormycelien aus. In gährungsfähigen Lösungen erzeugen diese Brutzellen oder Gemmen ebenfalls gährungserregende Sprossungsvegetationen.

Jedes beliebige lebensfähige Myceliumstück der beschriebenen *Mucor*formen ist also fähig, durch die aus ihm entwickelte Sprossungsvegetation Alkoholgährung hervorzurufen und zu unterhalten, so lange es in gährungsfähiger Lösung untergetaucht bleibt. Wo dagegen diese sprossenden Mycelien an der Oberfläche der Flüssigkeit in einigermaßen ungehemmte Berührung mit der Luft treten, da hört alsbald die Sprossung auf. Ihre Zellen wachsen dann zu normalen, querwandlosen Myceliumfäden aus und tragen die bekannten *Mucor*sporangien. Cultivirt man sprossende *Mucormycelien* in gährungsfähiger Lösung auf offener Uhrschaale unter der Glasglocke, so bildet das *Mucormycelium* auf dem Niveau eine Decke aus dichtverflochtenen Hyphen, welche oben normal fructificirt, während ihre untergetauchten Fäden sprossen, die Sprossungen sich abgliedern und als Alkoholferment wirken.

In verschlossenen Gefässen, bei Anwesenheit einer kleinen Luftschicht über der Flüssigkeit, kann man diese Sprossungsvegetationen von *Mucor* gleichförmig und rein mehrere Wochen lang ziehen, indem man von Zeit zu Zeit neue Gährflüssigkeit statt der vergohrenen zusetzt. Die Fructification und normale Mycelbildung unterbleibt dann völlig, oder tritt höchstens aussen auf dem Rande des Gährgefässes an ausgestossener „Kugelhefe“ spärlich ein.

Die von *Mucor* eingeleitete Alkoholgährung markirt sich durch Blasensteigen in der Flüssigkeit bei mittlerer Zimmertemperatur 30—48 Stunden nach der Aussaat. Sie verläuft langsam und ruhig, als Untergährung oder Obergährung, zwischen + 10 und 30° C., durch gesteigerte Temperatur unterhalb des Maximums sehr begünstigt. Unter + 9—10° C. konnte ich sie nicht in Gang bringen. — Wie sich bei ihr die quantitative Production von Alkohol, Kohlensäure und Nebenproducten der Gährung verhält, weiss man nicht; überhaupt verdiente die ganz unbekannte Chemie und Physiologie der *Mucorgährungen* eine eigene Untersuchung.

Auf andern Substraten, unter anderen Bedingungen überhaupt, als den angegebenen, verhält sich *Mucor Mucedo* und

racemosus, soweit die groben Beobachtungen gehen, als Verwesungspilz.

Für die Nachweisung des angeblichen Entwicklungszusammenhanges dieser Schimmelpilzformen, des *Mucor Mucedo* und *racemosus*, *Penicillium glaucum* und *Oidium lactis* mit dem Alkoholfermentpilze der Bierhefe wurden zwei verschiedene Wege eingeschlagen. *)

Zuerst, — und diese Versuche wurden vielfach wiederholt und ihr Ergebniss noch in den jüngsten Tagen als Beweismittel angeführt, — sah man zu, was aus der Bierhefe ausserhalb einer Gährflüssigkeit Alles werden könnte. Zu dem Ende überliess man entweder grössere oder kleinere Mengen davon sich selbst, oder man „cultivirte“ kleine Hefeproben im Apparat für Reincultur; d. h. man setzte mit ausgekochter Nadelspitze ein Hefeprobchen auf ausgekochtes Brod oder ausgekochte Kartoffel in ein ausgekochtes Glasröhrchen, welches mit ausgekochtem Pfropfen verschlossen wurde. Nach kurzer Zeit sah man dann angeblich einzelne „Hefezellen“ statt der Sprossungen kurze Fäden treiben; später durchwucherten zahlreiche Pilzfäden die Hefemasse, und zuletzt erschienen auf dieser Schimmelvegetationen von *Mucor*arten, *Penicillium glaucum* und *Oidium lactis* (wenn man Kützings *Sporotrichum* für dieses ansehen darf.**) Nun hat zwar Niemand, auch nur an einem einzigen Individuum, sich überzeugt, dass der kurze, aus einer „Hefezelle“ getriebene Faden zu einem der Fäden heranwuchs, welche später die Hefemasse durchwucherten, und schliesslich Fructificationsorgane irgend einer der genannten Schimmelformen wirklich trug. In einzelnen Fällen wurde überhaupt weder das Hefeculturmateriel mikroskopisch geprüft, noch dessen Ver-

*) Hoffmann, Bot. Ztg. 1860. 42.

**) Vgl. Kützing, Journal f. pract. Chemie XI. 389 f. 1837. — Turpin, Mém. de l'Acad. XVII. 141. (Nicht selbst verglichen!) — Berkeley, Introduct. t. Crypt. Botany 1837. p. 299. — Hoffmann, Bot. Ztg. 1860. 42. Comptes rendus 1865. LX. 633. Bot. Ztg. 1865. 348. — Joly & Musset, Comptes rendus 1861. LIII. 368. — Pouchet, Comptes rend. 1861. LII. 288. Ders., Nouvelles expériences sur la génération spontanée et sur la résistance vitale. Paris, Masson. 1864. — Wiesner, Einl. in d. technische Mikroskopie 1867. 161. — Trécul, Comptes rend. 1868. LXVII. 476. Ann. sc. nat. Bot. V. sér. X. Bd. S. 10 ff.

änderungen während der Cultur mikroskopisch verfolgt.*) Man begnügte sich vielmehr mit der groben Thatsache, dass auf und in der Hefe Schimmel wuchs, um zu behaupten, die Schimmelfäden wären aus den einzelnen Gährungspilzzellen der Hefe erwachsen. — Man sah auch im Grossen das „Hervorwachsen“**) der Schimmelpilze aus Hefe in der Brauerei, wo die weggeworfene Hefe sich alsbald mit grünen Schimmelrasen von *Penicillium glaucum* oder weissgrauem Filze von *Mucor* überzieht.

Keiner verständigen Hausfrau, in deren Speisekammer ein Schimmelrasen etwa auf einer Schüssel voll Preisselbeeren wächst, wird es einfallen anzunehmen, dass die Schimmelfäden aus den Preisselbeeren sich entwickelt hätten. Sie weiss, dass der gleiche Schimmel auf allen möglichen zersetzungsfähigen Esswaaren ihrer Speisekammer dann und wann sich einfindet, dass er auf den Korkstöpseln ihrer Weinflaschen wächst u. s. w. Botaniker aber, welche ausserdem wohl wissen, dass Sporen bestimmter Schimmelpilzarten schlechterdings überall verbreitet sind; dass auf einem passend ernährenden Substrat, bei günstiger Temperatur und Feuchtigkeit, aus einem halben Dutzend Sporen in kürzester Zeit ein üppiger Schimmelrasen sich entwickeln kann; dass Hefe für die Schimmelernährung eines der besten Substrate ist, so gut wie jedes eingemachte Obst; diese Botaniker lassen, auf Grund genannter Erscheinung, aus den Gährungspilzzellen der Hefe eben jene gemeinsten aller Schimmelpilze erwachsen.

Bezüglich der Preisselbeeren geben sie vielleicht zu, dass in dem Compot, auch wenn es gut verschlossen war, doch einige Schimmelsporen sein konnten. Bei der Bierhefe scheint ihnen das ganz unmöglich, weil ihnen schlechterdings alle Zellen der Hefe identisch sind mit den Zellen des Biergährungspilzes. Wenn sie aber je beliebige Bierhefeproben aufmerksam untersuchen, so werden sie einige Sporen von *Mucor*, *Penicillium*, *Oidium lactis*, dem Kahmpilze u. s. w. — sei es auch nur ein Paar auf zehntausend Hefezellen — auffinden. Während der Hauptgährung der Würze und Maische und bei gesunder Nachgährung treten diese Beimengungen in der Hefe verschwindend zurück, die Entwicklungsbedingungen sind für sie während der

*) Trotzdem spricht Hoffmann vom Nachweis „directer Abstammung von den Hefezellen“. Bot. Ztg. 1860. 43.

**) Wiesner, Einleitung 161.

Gährung, neben Mengen von *Saccharomyces cerevisiae*, entschieden ungünstig. Sie treten alsbald vor, sowie ausserhalb der Gährung, bei ungehindertem Luftzutritt, auf geeigneten Substraten, wie Brod, Kartoffeln, Hefe, die Existenzbedingungen für ihre Entwicklung günstiger sich gestalten, als für diejenige des *Saccharomyces*. Dann erscheinen auf der Hefe *Mucor*, *Penicillium*, *Oidium lactis*; Bakterien, deren Entwicklung in der gährenden Flüssigkeit sistirt war, gelangen zu üppiger Vermehrung zwischen den *Saccharomyces*-Zellen. Diese vegetiren zum Theil noch kurze Zeit weiter; sie bilden vielleicht unter günstigen Umständen Sporen, und gehen dann in Ruhezustand über. Oder sie sterben einfach ab, faulen und dienen den Bakterien und Schimmelpilzen zur Nahrung. Ihre Membranen bleiben lange Zeit noch völlig entleert, d. h. ausgesaugt zurück. Insbesondere zerstört *Oidium lactis*, aus wenigen seiner Glieder in einer Bierhefecultur entwickelt, bei massenhafter Entwicklung diese vollständig. Seine Mycelfäden wachsen zwischen den *Saccharomyces*-Zellen her, welche sich in förmlichen Klumpen um die Ast- und Zweigspitzen des Schimmelpilzes ballen, der sie einzeln aussaugt. Oft glaubt man gerade in solchen Fällen *Saccharomyces*-Zellen in Schimmelfäden auszuwachsen zu sehen. Sieht man aber genau zu, so sind die Ursprungszellen der Schimmelfäden stets Schimmelsporen, keine *Saccharomyces*-Zellen. Von letzteren bilden höchstens einzelne jene, oben S. 10 und 14 erwähnten, gestreckten Sprossungen, welche aber nie zu Fäden weiterwachsen. — Wenn die *Saccharomyces*-Zellen zu Schimmelfäden auskeimten, so könnten sie doch auch nicht in unverminderter Zahl zwischen den sie durchwuchernden Pilzfäden liegen. — In ganz nassen Hefeculturen auf Möhren etc. kommen zuweilen Infusorien zur Entwicklung, welche die Hefezellen mechanisch auffressen. Für sie könnte man mit demselben Rechte einen Entwicklungszusammenhang mit *Saccharomyces cerevisiae* annehmen, als für Schimmelpilze, welche den Inhalt der *Saccharomyces*-Zellen durch Diffusion aufnehmen.

Wer jemals vom „Kampf um's Dasein“ etwas gehört hat, wird sich darüber nicht wundern, dass aus nur einigermaassen mit Schimmelsporen verunreinigtem Hefematerial, unter Bedingungen, welche ausschliesslich die Schimmelentwicklung fördern, nicht die Gährungspilzzellen, sondern die Schimmelsporen sich entwickeln. Derjenige Forscher aber, welcher der

Schimmelsporenfreiheit seiner Culturhefe absolut vertraut, und die Hefe wohl nie mikroskopisch auf Beimengungen prüft, arbeitet bei seinen Reinculturen zumeist mit Trockenhefe, also gerade dem unreinsten Material. Ich habe noch keine Trockenhefe, Presshefe etc. gefunden, welche nicht verhältnissmässig zahlreiche *Mucor*- und *Penicillium*-Sporen enthielt. Nach der Methode der Hoffmann'schen „Reincultur“ behandelt gingen die *Saccharomyces*-Zellen solcher Hefe alsbald zu Grunde, unter Ausscheidung von Wassertropfen auf der Hefeprobe. Auf der faulenden Hefe keimte, vegetirte und fructificirte alsbald der *Mucor* (*racemosus*?), mit dessen Sporen die Presshefe notorisch verunreinigt war, meist nachher *Penicillium*.

Man erwäge noch erstens, dass eine kleine Quantität reiner Bierhefe, in einem Becherglase bei mässiger Feuchtigkeit mit etwas Luft kühl aufbewahrt (vergl. Seite 13) sich 3 Wochen lang ohne jede Schimmelspur, Ascosporen bildend und einzelne Sprossungen treibend, erhalten lässt. Zweitens, dass Hoffmann selbst früher zugiebt*), seine Versuche, Schimmel aus Bierhefe zu züchten, hätten „meistens“ fehlgeschlagen, und nur in einem Falle sei durch ein „glücklich hergestelltes Verhältniss“ (bezüglich des Feuchtigkeitsgrades der Cultur), der Versuch gelungen. (Das „glücklich hergestellte Verhältniss“ mögen wohl ein paar Schimmelsporen gewesen sein, welche im Jahre 1860 in der Giessener Hefe noch seltener vorgekommen sein müssen, als später.) Dann wird man zugestehen müssen, dass diese ganze Versuchsreihe für den behaupteten Entwicklungszusammenhang des Biergährungspilzes mit den Schimmelpilzen *Mucor Mucedo* und *racemosus*, *Penicillium glaucum* und *Oidium lactis* nichts beweist.

Die andere Versuchsreihe geht zum Theil von den Ergebnissen der ersten aus. Sie will erforschen, was in gährungsfähigen Lösungen, insbesondere in Bierwürze, aus den Sporen derjenigen Schimmelpilze wird, welche auf der Bierhefe sich einzufinden pflegen. Theilweise stützt sie sich auch auf einen Vorversuch, der constatiren soll, welche der allverbreitetsten Schimmelpilze auf Malzabkochung mit Vorliebe wachsen, also vermuthlich auch in Maische und Würze als Gährungspilze sich wohlbefinden mögen. — Man versenkt dann Sporenmaterial

*) Hoffmann, Bot. Ztg. 1860. 43.

der in beiderlei Versuchen erwachsenen Schimmelpilze — es sind in beiden Fällen die gleichen — in gährungsfähige Lösung, schliesst spätere Zufuhr von Gährungspilzkeimen aus der Luft aus, und erhält binnen wenigen, oder auch 8—14 Tagen Alkoholgährung der Flüssigkeit und „Hefe“ darin. *) Demnach muss aus den ausgesäeten Sporen der Schimmelpilze A, B, C „Hefe“ sich entwickeln, und diese Hefe, wenn die Gährflüssigkeit Bierwürze war, Bierhefe, *Saccharomyces cerevisiae* sein. Dieser ist also ein Entwicklungszustand der Schimmelpilze A, B, C.

So ist etwa der allgemeine Gedankengang der einschlägigen Autoren bei dieser Versuchsreihe. Bei deren kritischer Beurtheilung sind übrigens die einzelnen Versuche streng auseinander zu halten.

Dass Sporen und Gemmen bestimmter *Mucor*formen, von *Mucor Mucedo* und *racemosus***), jede gährungsfähige Lösung in Alkoholgährung versetzen, und dabei anstatt normaler fädiger Mycelien eigenthümliche Sprossungsvegetationen erzeugen, ist oben erwähnt worden. Dass man aber aus dieser Thatsache den Schluss ziehen konnte, der Alkoholgährungspilz der Bierhefe stamme von *Mucor*arten ab, deren Sporen und Gemmen in Bierwürze zu „Bierhefe“ auswüchsen, wird Jedermann wunderlich erscheinen, der Form und Grösse der sogenannten Kugelhefezellen von *Mucor* mit derjenigen irgend welcher Form des *S. cerevisiae* vergleicht. Der Durchmesser erwachsener *Mucorsprosszellen* ist mindestens 3—5 mal grösser, als derjenige der grössten Zellen des Biergährungspilzes.***) Die Zellwände der *Mucorsprossungen* bestehen aus Cellulose, welche, im Gegensatz zur Pilzcellulose des *S. cerevisiae*, mit Chlorzinkjod weinrothe Färbung annimmt. An die Luft gebracht, fructificiren die *Mucorsprossungen* stets binnen 24—36 Stunden mit gewöhnlichen *Mucorsporangien*, und bleiben eben immer *Mucor*, indess *S. cerevisiae* dergleichen Fructification nicht zeigt, und *Saccharomyces* bleibt. Will man sehr weit gehen, so kann noch die Frage gestellt werden, ob etwa durch anhaltend fortgesetzte Gährungscultur die „Kugelhefe“ des *Mucor* sich andern Alko-

*) Hoffmann, Bot. Ztg. 1860, 44. 1865, 348.

**) Andere z. B. *M. stolonifer* Lk. (= *Rhizopus nigricans* Ehrenb.) treiben keine Sprossungen und zeigen keine Alkoholfermentwirkung.

***) Die Vergrösserung der *Saccharomyces*-Zellen Taf. I. ist durchschnittlich doppelt so stark, als diejenige der „Kugelhefezellen“ Taf. IV.

holgährungspilzen, etwa dem *Saccharomyces cerevisiae*, morphologisch nähere? Für 3 Wochen lang und länger fortgezogene Gährungsculturen kann das aufs Bestimmteste verneint werden. Auch nach deren Durchführung trieben, aus der Gährlösung an die Luft gebracht und entsprechend ernährt, die Sprossungen gewöhnliche Myceliumfäden; diese trugen typische *Mucorsporangien*. Für die Theorie der Variabilität dieser Pilzformen bleibt ein 3 wöchentlicher Züchtungsversuch, trotz der raschen Individuenvermehrung bei den Sprossungsvegetationen, allerdings bedeutungslos. Behufs der Zurückweisung der angezogenen Beweismittel für die beliebte Identität von *Mucorhefe* und Bierhefe reicht er aber vollkommen aus.

Die grobe Verschiedenheit der Sprossungsvegetationen von *Mucor* und *Saccharomyces cerevisiae* ist auch dem Entdecker jener anfangs nicht entgangen. Dessen erste Arbeit unterscheidet noch richtig zwischen *Mucorhefe* und Bierhefe, und vermuthet die Abstammung dieser von andern „gemeinen Pilzen“. *) Spätere Veröffentlichungen des gleichen Verfassers halten aber diesen Unterschied nicht mehr fest und behaupten geradezu die Abstammung der „echten Bierhefe“, „*Hormiscium* (*Cryptococcus*) *cerevisiae* Bon.“ von *Mucor racemosus*. **) Bald nachher wird von dem gleichen Autor wieder zugestanden, dass Kugelhefe von *Mucor* und gewöhnliche Bierhefe „gar nicht zu verwechseln“ sei; trotzdem könne aber aus jener noch Bierhefe entstehen. ***) Ein anderer Autor hat von Anfang an die *Mucorhefe* und die *Saccharomyceshefe* specifisch identificirt und die Trockenhefeform von *S. cerevisiae*, den früher genannten Ergebnissen seiner Hefeculturen gemäss, von *Mucor racemosus* abgeleitet. †)

Bei jenen Hefeculturen wurde die Untersuchung höchst mangelhaft durchgeführt; bei der Beurtheilung der *Mucorhefe* und deren Vergleichung mit *S. cerevisiae* aus einer richtig erkannten Thatsache ein durchaus falscher Schluss gezogen. Denn wenn jene den Beweis des Entwicklungszusammenhangs von *Mucor* und

*) Bail, Flora 1857. 439.

**) Bail, Mittheil. über das Vorkommen und die Entwicklung einiger Pilzformen. Danzig, 1867. S. 7. Die wichtigsten Sätze der neueren Mykologie. Nova Acta XXVIII. 1861. S. 23.

***) Bail, Mittheil. 10.

†) Hoffmann, Icones analyt. fung. 1865, 84.

S. cerevisiae nicht zu liefern vermochte, so folgt aus der zweiten Versuchsreihe mit Gewissheit, dass *Mucor Mucedo* und *racemosus* mit *S. cerevisiae* nicht in eine Entwicklungsreihe zusammen gehören. — Es erübrigt allenfalls noch der Frage zu begegnen, warum, bei der nachweislich häufigen Verunreinigung durch *Mucor*sporen, in den vegetirenden Bierhefen neben den *Saccharomyces*-Zellen keine *Mucor*sprossungen gefunden werden? Das mag im Allgemeinen daher kommen, dass während der Gährung neben den *Saccharomyces*mengen die schlechter angepassten *Mucor*-keime nicht zur Entwicklung gelangen; für die Untergährungen insbesondere kann die Ursache noch in dem Umstande liegen, dass die *Mucor*hefe unter $+ 9-10^{\circ}$ C. überhaupt weder Vegetation noch Fermentwirkung in der beschriebenen Weise zeigt.

Ebenso, wie die Sporen von *Mucor Mucedo* und *racemosus*, sollen auch diejenigen von *Penicillium glaucum*, in Würze gesät, zu Bierhefe sich umwandeln. Um das nachzuweisen, versenkt man eine Portion *Penicillium*sporen in Bierwürze, und schliesst das Gefäss so, dass nachträglich keine Hefekeime hineingelangen können. Nach einigen Tagen oder Wochen gährt die Flüssigkeit durch entstandene Hefe. Da man nur Sporen von *Penicillium* in die Flüssigkeit gebracht hat, so muss aus diesen eben „Hefe“ geworden sein. *)

Die angebliche Entwicklung von *Penicillium* zu Hefe in der Weise Schritt für Schritt zu verfolgen, dass man die Umwandlung einer bestimmten *Penicillium*spore in eine Gruppe von Sprossungszellen constatirte, wie man das bei den *Mucor*sporen gethan hat, ist noch Niemanden eingefallen. Ebenso wenig hat Jemand die specifische Identität der Gährungspilze jener Versuche mit dem Biergährungspilze je dargethan. Endlich hat sich Niemand ernstlich darum bekümmert, ob mit den *Penicillium*sporen nicht auch Zellen irgend eines Alkoholgährungspilzes in die Flüssigkeit gebracht wurden. Letzteres für wahrscheinlich zu halten, ist man gewiss um so mehr berechtigt, wenn das *Penicillium*sporenmaterial Culturen auf gährungsfähigem, unbedeckt stehendem Kirschsafft **) oder Malz ***) entnommen wurde.

*) Hoffmann, Bot. Ztg, 1860. 44.

**) Bail, Mittheil. 12.

***) Bail, Mittheil. 3. Trécul, Ann. sc. nat. V. sér. X. 19.

Säet man einzelne *Penicillium*sporen völlig untergetaucht in Traubensaft, Traubenzuckerhefelösung, Bierwürze etc. und behält deren Entwicklung ununterbrochen im Auge, so sieht man nach wenigen Stunden die Sporen stattliche Keimschläuche treiben, wie anderwärts, ausserhalb gährungsfähiger Lösungen. *) Vorsichtig angestellte reichliche *Penicillium*sporenculturen in analogen, ausgekochten Lösungen ergeben üppige, gewöhnliche Fadenkeimung der *Penicillium*sporen, und Entwicklung von ansehnlichem Mycelium**), an welchem zuweilen einzelne Zellen blasig schwellen. An der Luft treibt dies Mycelium alsbald Conidienträger. Gährungspilze und Gährung treten bei reiner *Penicillium*cultur nicht auf. Ich konnte derartige Culturen, bei allen Bedingungen für die Alkoholgährung, 8—10 Tage lang ohne Gährung und Gährungspilz, unter ganz normaler Entwicklung der *Penicillium*vegetation durchführen. Ein solches negatives Resultat beweist, weil es von der positiven Thatsache der Mycelienbildung aus den *Penicillium*sporen begleitet ist. Es genügt, um die Annahme zu rechtfertigen, dass das *Penicillium*sporenmaterial der Aussaaten mit anderem Ergebniss durch irgend welche Gährungspilzzellen verunreinigt gewesen. ***) Wenn dieser anderwärts schon ausgesprochenen Vermuthung, anstatt mit sorgsamer Prüfung des künftig zu verwendenden Aussaatmaterials, mit Einwürfen geantwortet wird, wie sie neuerdings Bail erhebt†); und wenn als Beweis für die Wirkung des *Penicillium* als Alkoholferment der Bierwürze Geschichten, wie die vom Jopenbier††) immer wieder erzählt werden, dann hat man einen Grund mehr, an der Reinheit einschlägiger *Penicillium*culturen an und für sich zu zweifeln. (Das sogenannte Jopenbier wird nämlich in Danzig ohne Hefenzusatz, durch Selbstgährung, so bereitet, dass man auf dem

*) Das hat auch Bail, in Maische, unter Deckglas, beobachtet. Mittheil. 13.

**) Auch Hoffmann hat sich davon überzeugt. Bot. Ztg. 1860. 44.

***) Trécul denkt sich die Sache anders. Er meint, die *Penicillium*sporen blieben in der Gährlösung ohne erhebliche Weiterentwicklung. Die Hefezellen entstünden in der Aussaat gleichzeitig durch generatio aequivoca; und die Hauptschwierigkeit, die thatsächliche Hefeentwicklung aus *Penicillium* darzuthun, liege eben in der Unvermeidlichkeit der gleichzeitigen spontanen Hefebildung. — Ann. sc. nat 5. sér. X. 46.

†) Hedwigia 1867. S. 178.

††) Hedwigia 1867. 179.

Niveau der in offenem Bottich gehaltenen Würze erst „Krusten von *Penicillium* sich bilden lässt, die dann untersinken und das Gebräu in Gährung versetzen.“*) Nach den Erfahrungen, welche man anderweitig an Selbstgährungsversuchen gewonnen hat, und nach den Thatsachen, die man über die Selbstgährung der belgischen Brauerei kennt, sollte man denken, dass vor der *Penicillium*entwicklung und während derselben verschiedenartige Gährungspilzzellen in reicher Zahl in die Jopenbierwürze und auf die *Penicillium*kruste gefallen sein müssen, dass aber bei der bekannten Langsamkeit, mit welcher Selbstgärungen in offenen Gefässen eintreten, die *Penicillium*kruste früher fertig werde, als unten in der Flüssigkeit eine erhebliche Quantität von Fermentpilzen aus deren eigenen Keimen sich entwickelt haben kann. Ob dann das Umrühren der *Penicillium*kruste durch Abspülen der auf ihr gleichfalls gesammelten Gährungspilze in die Würze deren Gährung noch befördert, oder ob der bemerkbare Eintritt der Gährung nur zufällig mit dem Umrühren zusammenfällt, scheint für die hier behandelte Hauptfrage ganz gleichgültig.)

Auch die sogenannte „Gliederhefe“, soll in Biermaische gezogen, „gewöhnliche Hefe“ und Gährung erzeugen. Ob unter „gewöhnlicher“ Hefe Bierhefe verstanden werden darf, ist aus der anzuziehenden Literatur**) nicht sicher zu entnehmen. Unter „Gliederhefe“ versteht diese den oben beschriebenen Schimmelpilz *Oidium lactis*, oder dessen abgeworfene Conidien („Glieder“); einmal verwechselt sie damit auch Reihen von *Mucorgemmen*. In letzterem Falle erklärt sich das Eintreten der Gährung bei der Gliederhefeaussaat aus der Fermentwirkung des *Mucor*. Für die andern Fälle muss, laut entscheidender Gegenversuche, bei welchen *Oidium lactis* Keimschläuche trieb, aber weder Sprossungen noch Gährung erzeugte, ebenso Unreinheit des Saatmaterials vorausgesetzt werden, wie für die *Penicillium*aussaaten. Oder soll man an die Reinheit eines *Oidium*myceliums glauben, welches zur Gährcultur in einem Falle***) von einem Sauerkrautansatz im Fasse genommen wurde, auf welchem sich ausserdem „abgeschnürte Conidien in Hefeform“ fanden? Der Experimen-

*) Bail, a. a. O.

**) Hoffmann, Icones analyt. fung. 84. Bail, Mittheil. 9. 13.

***) Hoffmann, Botan. Ztg. 1869. 305 und 306.

tator hält allerdings gerade diesen seinen Versuch nicht für „streng beweisend“, führt denselben aber doch als Beweis an, weil ihm bis jetzt „unter keinen Umständen gelang, ein ganz reines „Wassermycelium“ (von *Oidium lactis*) aufzutreiben.“

Die Prüfung aller der Einzelnbeweise, welche für das Hervorgehen des Biergährungspilzes aus bestimmten Schimmelpilzen und umgekehrt aufgeführt werden, zwingt demnach zu dem Schlusse, dass keiner derselben den behaupteten Entwicklungszusammenhang irgend darthut.

Das Gleiche gilt von den spärlichen Angaben, welche über die Erzeugung der Gährungspilze von Wein- und Obstweinhefen aus Schimmelpilzen und umgekehrt in der Literatur vorhanden sind.

Nach den im zweiten Abschnitt gegebenen Nachweisungen kann es Niemanden wundern, dass auf Wein- und Obstweinhefen ausserhalb ihrer Gährflüssigkeiten, oder schon auf dem Niveau dieser, Schimmelvegetationen erscheinen. Dass aber diese Schimmelpilze nicht aus den Gährungspilzen der Hefen, sondern aus ihresgleichen Sporen entstehen, welche der Hefe beigemischt sind, ist nach dem ebenda Gesagten selbstverständlich. Dann bleibt es allerdings unbegreiflich, wie ein Autor*), welcher aus der Aepfelweinhefe, ausser *Mucor* und *Penicillium*, einen „*Aspergillus polymorphus*“ zieht, die Gährungspilze des Apfelmestes durch *generatio aequivoca* entstehen, sich niemals durch Sprossung vermehren, wohl aber durch Fadenkeimung in *Aspergillus*-mycelien verwandeln lassen kann, auf welchen schliesslich Fruchträger mit nie keimfähigen Sporen erwachsen sollen. Untersuchungen dieser Art werden durch die wirkliche Naturgeschichte ihrer Objecte am Besten illustriert; und da diese von *Mucor* und *Penicillium* oben schon gegeben wurde, möge hier noch berichtet werden, was man von derjenigen der *Aspergillus*-formen kennt.

Was *Aspergillus polymorphus* als Species bedeutet, weiss nach des Autors Beschreibung freilich Niemand. Auf ähnlichen Substraten wächst aber mit Vorliebe eine allverbreitete *Aspergillus*-form, aus deren Organologie und Biologie einigermassen zu lernen ist, wie *Aspergillus*-formen sonst sich zu entwickeln

*) Pouchet, Comptes rendus LII. 284—88. Aehnlich Joly und Musset, ebenda LIII. 368.

pflügen. Diese Form, früher *Aspergillus glaucus*, nun *Eurotium Aspergillus glaucus* de By.*) (s. Fig. 3.) genannt, mag nach *Penicillium glaucum* der häufigste Schimmelpilz unserer Speisekammern sein. Er tritt zumal auf eingemachten Früchten als flockiger Ueberzug auf, der sich bald mit anfangs weissen, dann dunkelgraugrünen, kurzgestielten, pulverigen Köpfchen bedeckt. Nach längerer Vegetation, nicht immer, bekommt er das Ansehen einer gelben oder orangefarbenen Kruste. Das Mycelium des Pilzes ist demjenigen von *Penicillium glaucum* zum Verwechseln ähnlich. Aus ihm erheben sich, neben zahlreichen Luftmycelzweigen, unverzweigte, meist einzellige kurze Conidienträger (Fig. 3 C). Diese schwellen an der Spitze zu kugelig-kolbigen

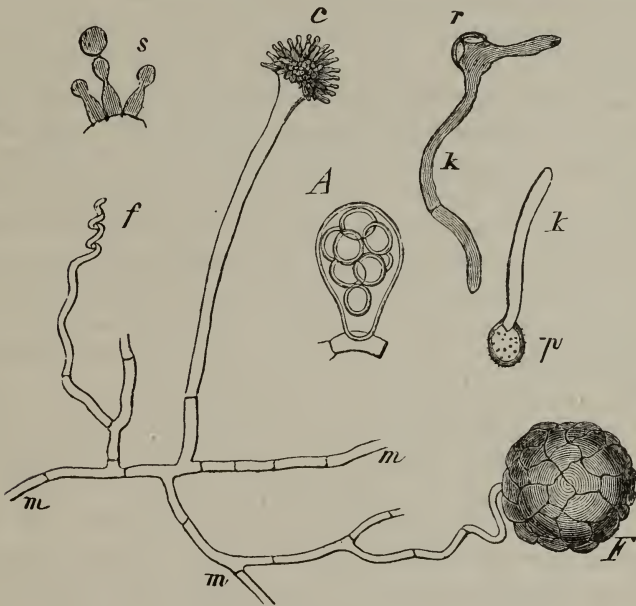


Fig. 3.

Eurotium Aspergillus glaucus. m—m Myceliumfaden, einen Conidienträger C, von dem die Conidien abgefallen, eine Schlauchfrucht F und die erste Anlage einer solchen, f, tragend, bei 190facher Vergrößerung gezeichnet. — s 3 Sterigmen vom Scheitel eines Conidienträgers, die Sporenabschnürung zeigend. p Keimende Conidie (Vergr. 250—300). A Sporenschlauch (Vergr. 600), r keimende Schlauchspore. k Keimschläuche. (Nach de Bary.)

*) De Bary, Bot. Ztg. 1854. No. 25—27. Beitr. zur Morph. und Phys. der Pilze. III.

Blasen an. Die Anschwellung treibt sehr zahlreiche, wie Stacheln eines Morgensternes ringsherum abstehende, kegelförmige Sterigmen. Jedes von diesen schnürt eine Kette von Conidien ab, welche zusammen das vorhin erwähnte Köpfchen bilden. Die Conidienketten zerfallen dann. Die rundlichen Conidien, 9 bis 10 Mik. stark, besitzen eine bräunlich-grüne, mit feinen Wärrchen oder kurzen Stacheln besetzte Membran.

Das gleiche Mycelium, welches die Conidienträger gebildet hat, trägt später sehr oft auf zarten niederliegenden Zweigen kugelige Behälter (Perithechien, Fig. 3 F). Diese führen, von einer einzellschichtigen, orangefarbigten Wand umschlossen, zahlreiche Sporenschläuche (Asci), in deren jedem durch freie Zellbildung acht Ascosporen gebildet werden. Letztere sind farblos, fast linsenförmig; ihr Rand ist von einer eigenthümlichen Rinne umzogen.

Eurotium Aspergillus glaucus besitzt also zweierlei Fruchtformen; geschlechtslos erzeugte Conidien und — nach vorausgegangener geschlechtlicher Befruchtung ihrer Anlage*) entwickelte — Perithechien mit Ascis und Ascosporen. Seine Conidienfruchtform wurde früher als selbständiger Pilz *Aspergillus glaucus*, seine Perithechienfrucht *Eurotium herbariorum* genannt. Nachdem die Entstehung beider Fruchtformen auf dem gleichen Mycelium, und damit die spezifische Identität beider Formen dargethan ist, bezeichnet man die Gesamtspecies als *Eurotium Aspergillus glaucus*.

Conidien und Ascosporen von *Eurotium Aspergillus glaucus* sind nach der Reife leicht und lange keimfähig. Sie keimen mit je einem oder mehreren Keimschläuchen (Fig. 3 r und p), in gährungsfähigen Lösungen ebenso wie anderwärts. Aus ihren Keimschläuchen entwickelt sich bei entsprechender Ernährung rasch ein Mycelium, welches zuerst wieder die gleichen Conidienträger, später meist Perithechien trägt.

Bezüglich der Wirkung dieses Pilzes auf sein Substrat sind besondere Eigenthümlichkeiten nicht bekannt. Eine andere Art der gleichen Gattung (*E. Aspergillus niger*) zersetzt die Tanninlösung ebenso wie *Penicillium glaucum* (S. 48).

Ob nun *Aspergillus polymorphus* mit der Conidienform des *E. Asp. glaucus* specifisch identisch ist, oder die Conidienform

*) Siehe darüber de Bary, Beitr. III.

einer andern Art der gleichen Gattung vorstellt, lässt sich, wie gesagt, nach seines Autors Angaben nicht entscheiden. Aus dem Verhalten seiner sämtlichen Gattungsverwandten lässt sich aber mit Bestimmtheit so viel schliessen, dass *Asp. polymorphus* bei sorgsamer Beobachtung keimfähige Sporen zeigen wird, aus deren Keimschläuchen ein Mycelium wieder erwächst, welches gleiche Sporenträger entwickelt. Wer aber nicht im Stande ist, die Keimung und Wiedererzeugung solcher *Aspergillus*sporen zu verfolgen, der sollte auch in die Morphologie der Gährungspilze nicht hineinreden.

Aussaatversuche mit Schimmelsporen in Trauben- und Obstmost zum Zwecke der behaupteten Hefebildung sind nur selten gemacht worden. Man hat allerlei unentwirrbaren Schimmelschmutz („*Stemphylium*, *Cladosporium*, *Oidium*, *Monilia*, *Torula*“) von Stachelbeeren abgeschabt und aus diesem Gemisch im Obstsaft „Hefezellen“ sich entwickeln sehen. Man hat ferner Rosenblätter mit und ohne Fächerrost (*Phragmidium incrassatum*) in ausgekochte Säfte gebracht und diese dadurch in Gährung versetzt. *) Dergleichen Experimente bedürfen keiner Kritik. Dagegen muss die leicht hingeworfene Angabe eines Autors, dass die Weinhefe (bezw. deren Fermentpilze) hauptsächlich das Keimungsproduct der auf Weintrauben überall lebenden *Botrytis acinorum* Pers. sei, bestimmt zurückgewiesen werden. Die Sporen dieses Pilzes (= der Conidienform von *Peziza Fuckeliana*, deren ständiges Vorkommen in Weinhefen S. 32 u. f. besprochen wurde), sollen zwar in Zuckerwasser zu gewöhnlichen Keimschläuchen, in Bierwürze und Weinmost aber zu gährungserregenden „Hefezellen“ auswachsen. **)

Die Conidienform von *Peziza Fuckeliana* ***), früher *Botrytis acinorum* Pers. (Mycol. Europ. I. 38), *B. cinerea* Pers. *B. plebeja* Fres. *Polyactis vulgaris* Lk. *P. sclerotiophila* Rabenh. genannt, findet sich als grauer Schimmel auf allen möglichen absterbenden Pflanzentheilen, zumal im Spätjahr. Ihr ganz besonders beliebtes Substrat sind Blätter, Stiele und faulende Beeren der Rebe.

Ein derbes, septirtes, reichverzweigtes Mycelium verbreitet

*) Hoffmann, Bot. Ztg. 1860. 42. 45.

**) Bail, die wichtigsten Sätze etc. S. 24.

***) De Bary in Hofmeister's Handb. II. 29. 201.

sich im todtten Gewebe der Rebenorgane und auf demselben, und trägt gegen 1 Mm. lange quergetheilte Conidienträger. Diese verzweigen sich an der Spitze 2—4 mal rispenartig. Die Endzweige der Rispe schwellen mässig an, und tragen dann 6—12 kurzpfriemliche Stielchen. Von diesen schnürt jedes eine ovale Conidie ab. Nachdem jedes eine Conidie gebildet hat, schrumpft die ganze sporentragende Rispe zusammen, und die Conidien bilden eine unregelmässig traubige, dem Träger locker aufsitzende Anhäufung, aus welcher sie leicht verstäuben. Nach der Reifung und Ausstäubung der ersten Rispe eines Conidienträgers entwickelt dieser eine zweite Rispe, welche von der nächstunteren Zelle unter der ersten Rispe entspringt, dann letztere bei Seite schiebt und durchwächst. Der zweiten Rispe folgt ebenso eine dritte und so können ganze Reihen von Rispen an einem und demselben Faden nach einander zur Entwicklung gelangen. Die ursprünglich farblose Membran der Mycelien und Conidienträger wird, Schritt für Schritt, braun, sobald die betreffenden Stellen aufgehört haben, zu wachsen, beziehungsweise Rispen zu treiben.

Im Innern des Weinrebenblattes erzeugt dasselbe Mycelium, dem die Conidienträger entsprungen, im Spätherbst Sclerotien oder Dauermycelien. Reich verästelte Mycelfäden verflechten sich nämlich zu einem Fadenknäuel, in welchem sie vielfach absterbende Reste des Blattgewebes mit einschliessen. Aus dem Mycelknäuel wird schliesslich ein solider, knorpeliger, oberflächlich mit einer schwarzen Rindenschicht aus Hyphen sich umgebender Körper von unregelmässiger Form, welcher nach Zerstörung des Blattgewebes entwicklungsfähig bleibt. Legt man solche Körper, Sclerotien, im Frühjahr feucht aus, so treiben die Mycelfäden, aus denen sie bestehen, Büschel von neuen Conidienträgern. Im Sommer oder Herbst zur Entwicklung gebracht erzeugen die Sclerotien nicht Conidienträger, sondern tellerförmige, gestielte Schlauchfruchtkörper der *Peziza Fuckeliana*. Diese bilden auf ihrer vertieften obern Aussenfläche sporenführende Asci.

Die Sporen der Schlauchfrüchte sowohl als die Conidien keimen, mit Keimschläuchen, leicht in geeigneten Medien, nicht in Wasser. Auf verletzten Rebenblättern erzeugen beide gleichartige, conidientragende Mycelien. Von den Conidien speciell, welche mit derber, durchsichtiger, oft bräunlicher Membran

versehen sind, hat nie Jemand eine andere Keimungsform, als die genannte Bildung von Keimschläuchen beobachtet. Insbesondere keimen sie in Traubensaft stets zu septirten Keimschläuchen, nie zu Sprossungsvegetationen aus. Sobald der Traubensaft in Gährung geräth, so hören die Keimschläuche zu wachsen auf und sterben ab. — Conidien der *Peziza Fuckeliana* findet man in allen Weinhefen, während eines jeden Gährungsstadiums. Vor entschiedenem Eintritt der Gährung sieht man sie gesund, lebensfähig, zum Theil keimend. Nach Beginn der Gährung schrumpft in den absterbenden Keimschläuchen, wie in den ungekeimten Conidien das Protoplasma zusammen. Während der Jungweingährung trifft man nur todte, nicht wieder zur Keimung zu bringende Conidien, selten deren kurze, abgestorbene Keimschläuche. (Taf. IV. Fig. 9.) — Von einer Entwicklung dieser Pilzsporen zu Gährungspilzzellen der Weinhefe kann also schlechterdings nicht die Rede sein.

Kurz zusammengefasst: Die Angaben, dass die Alkoholgährungspilze der Bier-, Wein- und Obstweinhefen in irgend welchem Entwicklungszusammenhang mit bestimmten Schimmelpilzen stehen, sind unbegründet. Die als Beweise dafür vorgebrachten Thatsachen erklären sich entweder auf durchaus andere Weise, so die Schimmelvegetation auf Hefe, die Alkoholfermentwirkung gewisser *Mucor*-formen u. A.; oder sie sind einfach unrichtig, wie die angebliche Entwicklung von gährungserregenden Sprossungsvegetationen aus Conidien von *Peziza Fuckeliana* u. s. f.

V.

Der Kahmpilz des Weines und Bieres. Seine Zugehörigkeit zur Gattung Saccharomyces als eigene Art, S. Mycoderma.

Auf dem Niveau von Weinen, Obstweinen oder Bieren, welche entweder in verschlossenen halbgefüllten, oder in offenen Gefässen dem Luftzutritt ausgesetzt werden, entsteht oft in kürzester Zeit eine zarte, weisse oder gelblichweisse Haut, die sogenannte Kahmhaut („fleurs de vin“, „fleurs ou matons de la bière“). Sie besteht aus ovalen, ellipsoidischen oder cylindrischen Zellen eines Pilzes, von dem man als Weinkahmpilz, *Mycoderma vini*, und Bierkahmpilz, *Mycoderma cerevisiae*, unnöthiger Weise zwei Arten unterschieden hat*), während thatsächlich die Kahmpilze des Weines und des Bieres einer und derselben Art angehören.

Die Zellen des Kahmpilzes sind im Wesentlichen wie diejenigen der *Saccharomyces*-arten gebaut, von denen sie sich übrigens häufig durch Armuth an Protoplasma, und die Anwesenheit von einigen glänzenden Fetttröpfchen unterscheiden. Sie wachsen und vermehren sich durch Sprossung ganz wie *Saccharomyces*-Zellen. Neue Sprossungen bilden sich stets an den schmalen Enden der Mutterzellen. Sobald sie ausgewachsen sind, werden sie von nachgeschobenen jüngeren auf die Seite gedrängt; dadurch kommen reich in einer Ebene verzweigte Sprossverbände zu Stande, ähnlich wie bei dem *Saccharomyces cerevisiae* in der Oberhefe. (Taf. IV. Fig. 10. 11.)

Die Sprossungen folgen einander ungemein rasch; so

*) Desmazières in Ann. sc. nat. I. sér. tom. X. 42 ff.

wird bald die erst glatte Kahlhaut durch beträchtliche Vergrößerung ihrer Oberfläche fein wellig-faltig.

Auf sein Substrat wirkt der Kahmpilz, im beschriebenen Zustande, nicht als Ferment, sondern als Verwesungspilz (Schimmelpilz im physiologischen Sinne). Er überträgt den atmosphärischen Sauerstoff auf Wein und Bier. Ob dabei die Bildung von Essigsäure stattfindet, oder nicht, ist bald bejaht, bald verneint worden. Es mag sein, dass Essigsäurebildung nur dann eintritt, wenn der Kahmpilz mit Zellen der Essigmutter (*Mycoderma aceti*) vermengt ist, auf deren Rechnung dann die Essigsäurebildung zu schreiben wäre.*)

Ebenso wie auf Wein und Bier erscheint der Kahmpilz auf allen möglichen vergohrenen und gährungsfähigen Lösungen, auf Most und Würzen, deren Gährung „rastet“, Zuckerlösungen u. s. f. Auf allen Substraten vegetirt er in der gleichen Weise, nur im Längsdurchmesser der Zellen und dem Ansehen des Zellinhaltes nach der Ernährungsqualität seiner Substrate Verschiedenheiten zeigend.

Der Kahmpilz des Weines und Bieres ist vielfach mit den Alkoholgährungspilzen des Weines und Bieres, zumal auch mit der Oberhefeform des *Saccharomyces cerevisiae* verwechselt worden. Neuerdings aber hat nicht nur Pasteur die Ansicht ausgesprochen, der Kahmpilz des Weines ändere in Zuckerwasser bei Luftabschluss Lebensweise und Eigenschaften derart, dass er sich als Alkoholferment verhalte**), sondern es ist auch von anderer Seite geradezu die Identität des Bierkahmpilzes mit *Saccharomyces cerevisiae* behauptet worden. Die letztern Angaben wenigstens sind mit grosser Vorsicht aufzunehmen.

Sie finden, glaube ich, ihre Erklärung in der ausserordentlichen Entwicklungsgeschwindigkeit des Kahmpilzes. Dieser bedeckt oft — offenbar aus sehr wenigen Zellen seinesgleichen erwachsen — binnen 24 oder 48 Stunden vollständig die Oberfläche einer ihm zusagenden Flüssigkeit. Die paar Zellen, von denen seine Entwicklung ausgeht, sind in vielen Fällen seines Auftretens der Hefe seiner gegohrenen Substrate beigemengt gewesen; in andern müssen sie nachträglich aus der Luft auf das

*) Lemaire, Comptes rendus LVIII. 958 behauptet, Pasteur, Etudes p. 20 bestreitet die Essigsäurebildung durch blosse Kahlhaut. Mayer (Unters. über d. alkohol Gährung 49) lässt im Zweifel darüber.

**) Pasteur, Bull. soc. chim. 1862, 66.

Substrat gelangt sein. Man fand es aber einfacher, das auffallend rasche Erscheinen solcher Kahmpilzvegetationen anders zu erklären.

Man identificirt den Bierkahmpilz mit dem Biergährungspilze und lässt beide durch generatio spontanea entstehen. Diese erzeugt bei Luftabschluss den *Saccharomyces cerevisiae*, in directer Berührung mit Luft den Kahmpilz. Durch Vermittelung des letzteren, als eines Zwischenstadiums, geht der spontan erzeugte Gährungspilz zuletzt in *Penicillium* über. *) Die generatio aequivoca am Anfange, und *Penicillium glaucum* am Ende dieser Entwicklungsreihe nimmt, nach allen früheren Ausführungen, dem angeblichen Zusammenhang von Biergährungspilz und Kahmpilz alle Wahrscheinlichkeit. — Pasteur scheint nicht geradezu die Identität des Weinkahmpilzes mit einem bestimmten Alkoholgährungspilze der Weinhefe anzunehmen; er unterscheidet ja auch nicht genug zwischen den einzelnen Alkoholfermentpilzen des Weines. Seinem Ergebniss kann zunächst der gleiche Versuch mit negativem Resultat entgegengehalten werden, auf welches ich jedoch — trotz Mayer's **) Bestätigung, nicht pochen möchte. Es ist ja sehr leicht möglich, dass Pasteur's Kahmcultur Alkoholfermentpilze enthielt.

Es steht aber ferner Pasteur's an sich nicht unglaublicher Angabe, und insbesondere den noch weiter gehenden vorhin angeführten Meinungen von Trécul u. A., eine Reihe von Thatsachen massgebend gegenüber, welche wenigstens die Annahme zurückweisen, dass der Kahmpilz des Weines und Bieres gewissermassen eine Standortsform (ich möchte sagen, Luftform) der Alkoholfermentpilze des Weines und Bieres sei.

Einmal ist der Kahmpilz des Weines und Bieres eine und dieselbe Art. Die Alkoholfermentpilze beider Flüssigkeiten sind aber, (wenn man von bunten Selbstgärungen absieht) verschiedene Arten. Zweitens erscheint der Kahmpilz mit Vorliebe erst auf ganz oder fast vergohrenen Gährflüssigkeiten. Während einer normalen Hauptgährung bleibt er weg. Wäre er nur eine Luftform z. B. von *Saccharomyces cerevisiae*, so müsste während einer Haupt-Obergährung die ausgeschiedene Bierhefe-

*) Pouchet, Joly und Musset, Trécul. Vergl. Comptes rendus LII. 288, ebenda LIII. 368, Ann sc. nat. 5. sér. X. 14 ff.

**) Mayer, a. a. O. 49.

decke sofort in eine Kahlhaut sich umwandeln. Das ist aber nicht der Fall. Es müsste ferner bei jeder Bierhefe- und Weinhefecultur ausserhalb der Gährflüssigkeit — bei den Möhren-culturen z. B. — die oberste Schichte der Hefe alsbald in Kahl übergehen. Es dauert aber stets 5—6 Tage, bis derartige Culturen kahmig werden; sehr oft bleiben sie überhaupt kahmfrei. Drittens ist für den Kahmpilz des Weines und Bieres eine Ascus- und Sporenbildung nachgewiesen, welche, dem gleichen Vorgang bei den *Saccharomyces*-arten ganz analog, aber von derjenigen des *S. cerevisiae* und *S. ellipsoideus*, als der wesentlichen Fermentpilze des Bieres und Weines, specifisch verschieden ist.

Bei schlechter Ernährung, z. B. bei Verdünnung des kahlmigen Weines mit Wasser, streckt sich nämlich ein Theil der Kahmpilzzellen in die Länge, bis auf 20 Mik. Längsdurchmesser. Diese Zellen werden Asci und bilden durch freie Zellbildung einige (1—3) Sporen, welche nach Auflösung der Ascuswand frei werden. Die Sporenkeimung ist im Einzelnen noch nicht bekannt; ihr Product sind aber wieder kurze, sprossende vegetative Zellen des Kahmpilzes. *)

Der Kahmpilz des Weines und Bieres ist somit, nach seiner Sprossungsvegetation, Ascus- und Sporenbildung, und der Wiedererzeugung der Sprossungsvegetation aus den keimenden Sporen, ein Gattungsverwandter der Alkoholgährungspilze des Weines und Bieres, ein *Saccharomyces*. Seine früher als *Mycoderma vini* und *cerevisiae* getrennten Formen müssen in eine Art vereinigt werden, welche passend *Saccharomyces Mycoderma* genannt sein mag. Wir haben dann eine *Saccharomyces*-art, welche nicht als Alkoholferment wirkt. **) Deren wird es

*) De Seynes, Comptes rendus 1868. LXVII. 105—109. Ann. sc. nat. 5. sér. X. 5 ff. Bot. Ztg. 1869. S. 521 ff. Ich selbst habe diese Sporenbildung erst einmal, die Keimung noch nicht gesehen. Trécul beschreibt für die Bierform des Kahmpilzes die Sache ungefähr ebenso, lässt aber seine Sporen gar eigenthümlich durch Zelltheilung entstehen, und nachher zu Fäden auskeimen. (Comptes rendus LXVII. 137. Ann. sc. nat. a. a. O. 10 ff.)

**) Vorausgesetzt, dass Pasteur's einschlägige Angaben, laut der Gegenversuche, irrthümlich sind. Ich möchte dieselben, trotz der Gegenversuche, nicht einfach von der Hand weisen. *Saccharomyces Mycoderma* kann ja, den gährungerregenden *Mucor*-formen analog, der Regel nach als

unter den vielen, specifisch unterscheidbaren Sprossungspilzvegetationen noch manche geben, so gut es nächstverwandte *Mucor*arten mit Alkoholfermentwirkung und solche ohne die selbe giebt.

Verwesungspilz (Kahm), ausnahmsweise als Alkoholgährungspilz (untergetaucht bei Luftabschluss) vegetiren. Dann bleibt er aber gleichwohl eine *Saccharomyces*species für sich, welche, gährungerregend oder nicht, mit den beschriebenen wesentlichen Fermentpilzen der Bier- und Weinhefen in keinerlei Entwicklungszusammenhang steht.

VI.

Gesamtcharakteristik der Gattung Saccharomyces. Deren Verwandte und systematische Stellung unter den Pilzen überhaupt.

Die gewöhnlichen Alkoholgährungspilze der Gährungstechnik, und ihre selteneren, praktisch nicht verwertheten nächsten Verwandten stammen also nicht als Entwicklungsglieder von höheren Pilzen, speciell Schimmelpilzen ab, sondern sind Pilzspecies für sich. Gemeinsame Charaktere der Organologie und Entwicklung vereinigen sie zu einer Gattung *Saccharomyces*.

Diese ist charakterisirt zunächst durch den Mangel eines eigentlichen Myceliums als Vegetationsorgan. Statt gegliederter zusammenhängender Myceliumfäden entstehen hier Verzweigungssysteme von leicht aus dem Verbande sich lösenden sprossenden Zellen, jede einzeln lebens- und vermehrungsfähig, als einziges Vegetationsorgan. An diesen bilden sich gleichartige, ebenfalls sich ablösende Sprossungszellen, die zu sporenführenden Ascis werden. Die Keimung der Sporen erzeugt unmittelbar die Sprossungsvegetationen wieder. Andere Fortpflanzungsorgane, welche man etwa Conidien nennen könnte, fehlen nach unsern dermaligen Kenntnissen gleichfalls. Man kann allerdings in den selbständig existirenden und sich reproducirenden Sprossungszellen ein Organ sehen, in welchem Mycelium und Conidie weder morphologisch, noch functionell geschieden sind, welches vielmehr in beiden Beziehungen beide repräsentirt. Noch weiter zu gehen, und in der Bildung längerer Glieder mit kürzeren Seitensprossungen (bei *S. Pastorianus* und *Mycoderma*) den Anfang einer Differenzirung von Mycelium und Fortpflanzungszellen zu sehen, geht nicht an.

Denn bei *S. Pastorianus* werden die kurzen, bei *S. Mycoderma* die langen Glieder zu Ascis.

Innerhalb der Gattung konnten eine grössere Anzahl, zunächst 7, wohlunterschiedene Arten nachgewiesen werden. Dass daran weitere sich anreihen, steht ausser allem Zweifel; insbesondere werden die nur beiläufig erwähnten verschiedenen Formen der Obst- und Rothweihenfen zunächst, mancherlei nicht untersuchte Alkoholfermente der Selbstgährungen ferner sich anschliessen; vielleicht auch noch mancherlei selbständige, nicht zu höheren Pilzformen gehörige, anderweitige Formen von Pilzsprossungsvegetationen. Die Arten der Gattung unterscheiden sich zum Theil durch Grössen- und Formverschiedenheit der vegetativen und reproductiven Zellen. Wesentlicher sind aber die Verschiedenheiten der Verzweigung (Sprossung). Die Sprossungen erfolgen von einer gegebenen Mutterzelle aus entweder zuerst in der Richtung einer gemeinsamen Längsaxe, so dass eine kurze Zellreihe entsteht, welche sich dann ebenso, in der gleichen oder in verschiedenen Ebenen, verzweigen kann (*S. cerevisiae*, *S. ellipsoideus*). Oder sie bilden sich unregelmässig und allseitig, ohne Begünstigung irgend einer bestimmten Wachstumsrichtung, zu knäuelartigen Sprossverbänden (*S. conglomeratus*). Unentbehrlich bleibt für die Beurtheilung der Art die Kenntniss ihrer ganzen Entwicklungsbewegung; nur die Gesamtcharaktere dieser dürfen specifische Unterscheidung begründen. Man denke an die Variabilität anderer Kennzeichen, z. B. der Grösse und Form der Zellen, bei einzelnen Arten, wie *S. Pastorianus* und *S. cerevisiae*. Die Arten bleiben unter allen wechselnden Bedingungen dieselben; es geht weder *S. cerevisiae* im Weinmost in *S. ellipsoideus* über, noch wandelt sich dieser in Bierwürze zu *S. cerevisiae* um.

So gut die Gattung morphologisch charakterisirt ist, so wenig brauchen ihre Arten specielle physiologische Merkmale gemeinsam zu besitzen. Die bekannten Hauptrepräsentanten der Gattung verhalten sich in gährungsfähigen Lösungen als Alkoholfermente, auf andern Substraten voraussichtlich als Verwesungspilze. Andere Arten zeigen vielleicht nur Verwesungs-, niemals Gährungswirkung (*S. Mycoderma*). Es verdienten aber die einzelnen Arten, soweit sie sich rein cultiviren lassen, sehr, bezüglich ihrer Wirkung auf ihre verschiedenen Substrate genau untersucht zu werden.

Die Stellung der Gattung *Saccharomyces* im Systeme wird allgemein bestimmt durch die Ascusbildung. *Saccharomyces* ist ein Ascomycet, im weitesten Sinne des Wortes. Seine nächsten Verwandten sind leicht nachzuweisen. Es sind diejenigen Ascomycetenformen, welche als *Exoascus* oder *Taphrina* allgemein bekannt sind, und der sonderbare Pilz, den Tulasne *Hypomyces decipiens* nennt. Da dieser mit den sonstigen *Hypomyces*-formen nichts gemein hat, als seinen Wohnort, so mag er als eigene Ascomycetengattung einstweilen *Endomyces*, die Art *E. decipiens* genannt sein.

Endomyces decipiens ist ein in den Lamellen des überreifen *Agaricus melleus* schmarotzender, mehrfach für dessen Fructificationsorgan angesehen*) Ascomycet von möglichst einfacher Gliederung. Er besitzt ein fädiges Mycel aus einzelnen, septirten, an den Querwänden eingeschnürten, verzweigten Hyphen, an welchen in verkehrt-eiförmigen Schläuchen meist 4, erst rundliche, später halbkugelige, mit einem kremenartigen Randvorsprung versehene Ascosporen ganz wie bei *Saccharomyces****) sich entwickeln. (Taf. IV. Fig. 12.) Die keimenden Ascosporen treiben Keimschläuche. Die erwachsenen Mycelien aber zeigen, in Folge der Einschnürung an jeder Querwand, das Ansehen verzweigter, stets ungelöst bleibender Sprossverbände.

Mit *Endomyces* ist zunächst verwandt die Gattung *Taphrina*, deren Organologie von dem parasitischen Pilze der Pflaumentaschen, *Taphrina Pruni* Tul. (*Exoascus Pruni* Fekl.)***) wohl als bekannt vorausgesetzt werden darf.

Endomyces und *Taphrina* sind durch die Bildung eines Myceliums höher entwickelt, als *Saccharomyces*, welchem dieses fehlt. Sie stimmen beide mit *Saccharomyces* zunächst überein durch die Entwicklung der nackten Asci, soweit diese bekannt ist, und durch die Sporenbildung. *Taphrina* zeigt ferner die gleiche Sporenkeimung, wie *Saccharomyces*; ihre Sporen keimen

*) Vergl. de Bary, Bot. Ztg. 1859. 401. Taf. XIII. Fig. 20 – 24. Tulasne, Selecta fung. Carpolog. III. 61. 62.

**) Die Bildung der Sporen durch freie Zellbildung in Ascis, welche von Tulasne a. a. O. angezweifelt wird, ist neuerdings wieder von de Bary erkannt worden. — (Unveröffentlicht.)

***) De Bary, Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pilze. I. 33. Tulasne, Ann. sc. nat. 5. sér. V. 129.

mit sich auseinanderlösenden Sprossungsvegetationen. Vergleicht man dagegen mit *Endomyces* einen zusammenhängend gedachten Sprossverband von *Saccharomyces*, so springt die völlige Analogie der Gliederung beider Pilze deutlich in die Augen. An den Endzweigen eines aus länglichen Sprossungen bestehenden Sprossungssystemes von *S. Pastorianus* denke man sich einzelne kurze Sprossungen in Asci umgewandelt, so entspricht ein solches Schema vollständig demjenigen von *Endomyces*. Letzteres ist morphologisch von *Saccharomyces* nur dadurch wesentlich unterschieden, dass seine sämtlichen vegetativen Zellen und die Asci im Verbande zusammenhängender Hyphen bleiben, während bei *Saccharomyces* die einzelnen Glieder der idealen Hyphe sich alsbald von einander ablösen.

Soweit kann man die Verwandtschaftsgruppe für *Saccharomyces* engstens feststellen. Der genaue Anschluss dieser einstweiligen Gruppe niedriger Ascomyceten an die übrigen Ascomyceten dagegen lässt bei unsern dermaligen Kenntnissen viel zu wünschen übrig.

Für eine Anzahl von Ascomyceten ist es nachgewiesen, für Andere wahrscheinlich gemacht, dass ihre ascusbildenden Fruchtkörper Producte eines Sexualactes sind. *) In diesen entwickeln sich dann Asci und Sporen geschlechtslos. — Im Entwicklungs gange von *Saccharomyces*, *Endomyces* und *Taphrina* war ein analoger Sexualact bis jetzt nicht zu entdecken.

Bei der Ausdehnung, in welcher das Vorhandensein einfachster Formen der Sexualität im Pflanzenreiche neuerdings wieder nachgewiesen worden ist, lässt sich aber die Frage kaum umgehen, ob denn Pilzen, wie *Saccharomyces*, *Taphrina* und *Endomyces*, die Sexualität gänzlich abgehe. Ascogonien und Pollinodien, als weibliche und männliche Organe, fehlen ihnen. Ihre Asci selbst können auch nicht — etwa vor der Sporenbildung — befruchtet werden; es fehlt für diese Annahme jeder Anhaltspunkt, obgleich, bei *Saccharomyces* wenigstens, auf diese Eventualität sorgsamst geachtet wurde. **) Es bliebe zuletzt

*) De Bary, Fruchtentwicklung der Ascomyceten 1863. Derselbe in Hofmeister's Handb. II. 102 ff. Derselbe und Woronin, Beitr. zur Morph. u. Phys. d. Pilze. II. u. III.

**) Manche Asci von *Saccharomyces*formen hängen noch mit einer andern Sprossungszelle so zusammen, dass man an eine Copulation beider um so eher denken könnte, als die nicht sporenführende meist zur Zeit, da in der

die Möglichkeit einer Sporencopulation übrig. Bei einer vielleicht verwandten Gattung, bei *Protomyces*, ist diese constatirt.*) Sie fehlt aber bestimmt bei *Endomyces*, *Taphrina* und *Saccharomyces*. Bei letzterer Gattung hat es freilich oft den Anschein, als verschmolzen im Momente der Auskeimung zwei keimende Ascosporen eines Complexes an einer kleinen Stelle ihrer Berührungsfläche. Andere Exemplare aber beweisen das Gegentheil.

Soweit also unsere Kenntnisse dermalen gehen, fehlt *Taphrina*, *Endomyces* und *Saccharomyces* jegliche Art der Sexualität. Es darf aber über diese Frage noch nicht abgesprochen, und die so nahe gelegte Trennung dieser niedrig stehenden, geschlechtlicher Zeugung entbehrenden Ascomycetengruppe von den mit Sexualität ausgestatteten höheren Ascomyceten nicht vorgeschlagen werden, so lange nicht für die eine, wie für die andere Formengruppe massgebende Untersuchungen vorliegen. Die systematische Stellung von *Saccharomyces* insbesondere lässt sich demnach nur so weit angeben, dass man ihm unter den Ascomyceten im weitesten Sinne seinen unbestimmten Platz und seine speciellen Verwandten nachweist.

ändern die Sporenbildung eintritt, völlig inhaltsleer erscheint. Genaue Beobachtung zeigt, dass es sich nicht um Copulation irgend einer Zelle mit einer Ascusanlage, sondern um etwas eigenthümlich gerichtete Sprossungen aus dieser handelt. (Taf. III. Fig. 8 d.)

*) De Bary, Beiträge I. 13. Hofmeister's Handb. II. 110. 161.

VII.

Versuch einer Zusammenstellung der beschriebenen Saccharomycesarten.

Die hier als *Saccharomyces*arten zusammengestellten Pilze wurden von verschiedenen Autoren nach einander als *Mycoderma*, *Saccharomyces*, *Torula*, *Cryptococcus*, *Hormiscium* bezeichnet. Unter diesen fünf Gattungsnamen ist *Saccharomyces* der einzige, welcher nicht von Anfang an neben den hierher gehörigen Arten sehr verschiedene Pilzformen umfasste. Zugleich ist er der zweitälteste. Der älteste Name, *Mycoderma Pers.*, wird von Persoon allerdings auf eine Art mit gegründet*), (*M. mesentericum*), welche mit dem *Mycoderma vini Desm.***) und unserem *Saccharomyces Mycoderma* höchst wahrscheinlich identisch ist. Von den übrigen drei Persoon'schen Originalarten lässt sich Aehnliches nicht behaupten und der alte Gattungsbegriff *Mycoderma* ist überhaupt nach unsern heutigen Gesichtspunkten nicht messbar. *Mycoderma* muss darum vor *Saccharomyces* Meyen***) zurücktreten, einem Gattungsnamen, welcher auf seiner sicher erkennbaren Gründungsspecies, *S. cerevisiae* mit übernommen wird, und nie Heterogenes bezeichnet hat, wie die übrigen Namen, von welchen *Torula Pers.†*), *Cryptococcus Kg.††*),

*) Persoon, *Mycologia Europaea*. I. 96. (1822.)

**) Desmazières, *Ann. sc. nat.* 1. sér. tom. X. 65. (1827.) und vorher in *Catalogue des plantes omises d. l. flores d. nord. d. l. France*. p. 13.

***) Meyen in *Wiegmanns Archiv*. IV. Jahrg. II. Bd. (Jahresber. für 1837) 100; *System der Pflanzenphys.* III. 455.

†) *T. cerevisiae*, Turpin in *Comptes rendus* VII. 1838. p. 379. *Mém. d. l'Ac.* XVII. 113. Corda, *Icones fung.* tom. VI. p. 5.

††) *Cryptococcus Fermentum Kg.* Kützing, *Phycologia generalis* 1843. S. 148. *C. cerevisiae Kg.* u. *C. vini Kg.* in Kützing, *Species algarum* 1849. S. 146 f.

Hormiscium Kze.*) erst später auf *Saccharomyces*formen Anwendung gefunden haben. Bezüglich der Speciesbezeichnung ist lediglich *S. cerevisiae* für den Biergährungspilz beizubehalten. *S. vini* und *pomorum* Meyen sind auszuschliessen, denn sie bezeichnen im Sinne ihres Autors die Gesamtmasse der Wein- und Obstweinhefen, und diese können, von anderweitigen Pilzformen abgesehen, aus verschiedenen *Saccharomyces*-arten zusammengesetzt sein. Von diesen letzteren war bisher keine genau unterschieden und benannt; darum müssen sie durchweg mit neuen Namen bezeichnet werden.

Saccharomyces.

Einfache Ascomyceten ohne eigentliches Mycelium. Vegetationsorgan durch Sprossung entstandene, gleichartige Sprossungen erzeugende Zellen, welche nach früher oder später eingetretener Ablösung von der Mutterzelle selbständig vermehrungsfähig sind. Ein Theil der durch Sprossung entstandenen Zellen entwickelt sich unmittelbar zu sporenbildenden Ascis. Sporen im Ascus 1—4, einzellig. Die keimenden Sporen wachsen direct zu gleichen Sprossungen aus.

a. Vollständig bekannte Arten.

S. cerevisiae, *ellipsoideus*, *conglomeratus*, *exiguus*, *Pastorianus*.

b. Unvollständig bekannte Arten.

S. Mycoderma, *S. apiculatus*.

1. *S. cerevisiae* Meyen.

Sprossungszellen meist rundlich oder oval, (grösster Durchmesser 8—9 Mik.) bei langsamer Vegetation alsbald isolirt, bei

*) *Hormiscium vini* und *cerevisiae* Bonorden, Handbuch der allg. Mykologie 1851. p. 33. den „Kahm“ bezeichnend. *Hormiscium cerevisiae* und *vini* (Bon.) bei Bail, Flora 1857. S. 417 ff. und später auf den Alkoholfermentpilz bezogen.

rascher Vegetation verzweigte kurze Zellreihen zusammensetzend. Sporen meist 3 oder 4, im isolirten, 11—14 Mik. messenden Ascus verschiedenartig angeordnet, Durchm. 4—5 Mik. — Alkoholfermentpils der Bier- und Branntweinhefe. Taf. I. Fig. 1 bis 17. Taf. II. Fig. 1—6.

(*S. cerevisiae* Meyen a. a. O. *Torula cerevisiae* Turpin a. a. O., Corda a. a. O. *Cryptococcus Fermentum* z. Thl. und *Cr. cerevisiae* Kg. a. aa. OO. *Hormiscium cerevisiae* Bail a. a. O. — Nicht *Mycoderma cerevisiae* Desm. a. a. O. und nicht *Hormiscium cerevisiae* Bonorden a. a. O.)

2. *S. ellipsoideus* n. sp.

Sprossungszellen ellipsoidisch, Längsdurchmesser durchschnittlich 6 Mik.; bei langsamer Vegetation leicht sich auseinanderlösend, bei rascher Vegetation zu verzweigten kurzen Zellreihen verbunden. Sporen bis 4, verschiedenartig angeordnet, am häufigsten 2 in fast stets isolirtem Ascus. Durchmesser der Spore 3—3,5 Mik. Hauptsächlich Alkoholfmentpils der spontanen Gährungen, zumal der Haupt- und Nachgährung des Weinmostes. Taf. III. Fig. 1—7.

(Als Species bisher nicht unterschieden, also weder mit *S. vini* Meyen a. a. O., noch mit *Cryptoc. vini* Kg. Sp. algar. 147 u. s. w. identisch. Dagegen = Pasteur's „ferment alcoolique ordinaire du vin“ Etudes s. l. vin. Fig. 8. 9. 11.)

3. *S. conglomeratus* n. sp.

Sprossungszellen rund, von 5—6 Mik. Durchmesser, zu Knäueln verbunden, welche dadurch entstehen, dass aus der Achsel zweier älteren Zellen, bevor diese in der Richtung ihrer gemeinsamen Längsaxe zu einer Zellreihe weiter sprossen, meist gleichzeitig mehrere Sprossungen als Verzweigungen entstehen. Die Asci sehr häufig zu zweien, oder mit je einer Vegetationszelle verbunden bleibend. Sporen 2—4, bei der Keimung die Knäuel wieder herstellend. Auf faulenden Trauben, und in der Weinhefe zu Anfang der Gährung. Fermentwirkung zweifelhaft. Taf. II. Fig. 14—16.

4. *S. exiguus* n. sp.

Sprossungszellen kegelförmig oder kreiselförmig, Durchmesser 5 Mik. Längsdurchmesser auf 2,5 Mik. grössten Querdurchmesser. Sprossverbände spärlich verzweigt. Sporen 2 oder 3 in einer Längsreihe im isolirten Ascus. — Unter der Nachgärungshefe des Bieres; ruhig wirkender Alkoholfermentpilz. Taf. II. Fig. 7—8.

5. *S. Pastorianus* n. sp.

Sprossungszellen bei langsamer Vegetation gleichartig, oval. Bei üppiger Vegetation entwickeln sich verzweigte Sprossverbände, aus keulenförmigen, 18—22 Mik. langen, relativ primären Gliedern, welche rundliche oder ovale, 5—6 Mik. messende, secundäre abschnüren. Sporenbildung in rundlichen oder ovalen isolirten Ascis. 2—4 Sporen, Durchmesser 2 Mik. — Langsam wirkender Alkoholfermentpilz, zumal in Nachgärungshefen bei Weinen, Obstweinen und selbstgährigen Bieren. — Taf. II. Fig. 11—13.

(„Varietät der Weinhefe“ bei Pasteur, Etudes p. 42. Fig. 7.)

6. *S. Mycoderma* n. sp.

Sprossungszellen oval, elliptisch, oder cylindrisch, 2—3 Mik. breit, im Mittel 6—7 Mik. lang, reich verzweigte Zellreihen bildend. Ascosporenbildung in gestreckten, bis 20 Mik. langen Zellen. Sporenzahl 1—3. Keimung noch nicht klar erkannt. — Kahmhaut auf vergohrenen und halbvergohrenen Flüssigkeiten, speciell auf Wein und Bier; „fleurs de vin“, „fleurs ou matons de la bière“. — Verwesungspilz. Taf. IV. Fig. 10. 11.

(*Mycoderma mesentericum* Pers. Mycol. europ. I. 96 (?))
— *M. cerevisiae* und *vini* Desm. a. a. O. 59 und 65. — *Hormiscium vini* und *cerevisiae* Bonorden Handb. 33. Taf. I. 1. 2.; nicht Bail a. a. O. [*Chalara Mycoderma* Bon., a. a. O. 36. Taf. I. 27. als Synonym angegeben, scheint eher = *Oidium lactis* Fres.] *Mycoderma vini* Pasteur Etudes s. l. vin. p. 17 f. 1, de Seynes, Comptes rendus LXVII. 105—109 und Ann. sc. nat. Botanique

V. sér. tom. X. 5 ff. — *M. cerevisiae* Trécul Comptes rendus LXVII. 137. 212. 362. 476. 1153. und Ann. sc. nat. 1. c. p. 10—53.)

7. *S. apiculatus* n. sp.

Sprossungszellen citronförmig, an beiden Polen mit kurzen Spitzchen versehen, 2—3 Mik. durchschnittlich breit, 6—8 Mik. lang; unter Umständen sich kurz-fadenartig streckend. Neue Sprossungen bilden sich nur an den Spitzchen der Mutterzellen, und lösen sich meist sogleich ab; selten bleiben sie zu kaum verzweigten, wenigzelligen Sprossverbänden vereinigt. Ascosporenbildung nicht sichergestellt, darum auch die Zugehörigkeit zu *Saccharomyces* noch fraglich. — Häufiger, aber nicht immer vorhandener Alkoholfermentpilz der Weinhauptgärung, bei der Nachgärung stets zurücktretend. Auch sonst in Selbstgärungen.

(Als Species bisher ebensowenig unterschieden, wie *S. ellipsoideus*. Angegeben als *Cryptococcus vini* Kg. in Hofmeisters Handbuch II. 181.)

Erklärung der Tafeln I—IV.

(Die Figuren sind sämtlich aus freier Hand gezeichnet, die Vergrößerungsangaben darum nur annähernd richtig. Vergrößerung bei der gleichen Species in den einzelnen Figuren oft beträchtlich verschieden.)

Tafel I.

Saccharomyces cerevisiae. Fig. 1—17.

- Fig. 1. $400\times$. *Saccharomyces cerevisiae* als Unterhefe; 50 Stunden nach der Aussaat in Bierwürze. a, häufigste, b, seltene Sprossungsformen. Bei d trennen sich die Sprossungspaare.
- Fig. 2. $400\times$. Biergährungspilz der gleichen Untergährung, im höchsten Stadium der Hauptgährung.
- Fig. 3. $400\times$. Derselbe zu Ende der Hauptgährung.
- Fig. 4. $400\times$. Ebenso; die früheren Sprossverbände als lockere Klümpchen von *Saccharomyces*-Zellen.
- Fig. 5. $400\times$. *Saccharomyces cerevisiae* der Unterhefe aus der Nachgährung; fast ruhend; a, a seltener, noch sprossende Individuen.
- Fig. 6. $400\times$. *Saccharomyces cerevisiae* aus Unterhefe; nach 30stündiger Cultur in Obergährungstemperatur (16—18° C).
- Fig. 7. $400\times$. Biergährungspilz aus trockener Braunbieroberhefe; ruhend.
- Fig. 8. $400\times$. Derselbe aus breiiger, schwach vegetirender Braunbieroberhefe.
- Fig. 9. $400\times$. Derselbe, nach 24stündiger Cultur in Würze, bei Untergährungstemperatur.
- Fig. 10. $400\times$. Derselbe, zu Ende der Untergährung.
- Fig. 11. $400\times$. *Saccharomyces cerevisiae* aus Aleoberhefe. Obergährung. Mehr rundliche Zellenformen von der abgesetzten Hefe.
- Fig. 12. $400\times$. Derselbe in gestreckteren Zellformen aus dem Hefenschaum der gleichen Obergährung.
- Fig. 13. $400\times$. Derselbe aus der gleichen Gährung auf eine ausgekochte Möhrenscheibe gebracht; 4 Tage nach der Aussaat auf die Möhre.
- Fig. 14. $400\times$. Aus derselben Cultur; eigenthümliche, kurzfadenförmige Sprossungen des *Saccharomyces cerevisiae*.

- Fig. 15. $750/1$. Zustände des *Saccharomyces cerevisiae* aus Unterhefe nach 4—5 tägiger Cultur auf einer Möhrenscheibe. Einleitung zur Ascosporenbildung: a—f aufeinanderfolgende Zustände. a Eine noch sprossende Zelle mit grosser Vacuole; b Zelle isolirt mit mehreren Vacuolen; c Plasma von vielen kleinen Vacuolen durchsetzt; d Plasma gleichförmig körnig, vacuolenlos; e vier Plasmainseln als Sporenanlagen; f junge Sporen; ε = Epiplasma.
- Fig. 16. $750/1$. Asci mit reifen Sporen, Dyaden, Triaden und Tetraden. Bei a noch eine Sprossung am Ascus erhalten. Bei b die Ascusmembran einer Sporentetrade aufgelöst.
- Fig. 17. $750/1$. Angeschwollene, nicht zu Ascis entwickelte Zellen der gleichen Cultur.

Tafel II.

Saccharomyces cerevisiae. Fig. 1—6.

- Fig. 1. $750/1$. Keimungsanfang bei einigen Sporentriaden.
- Fig. 2. $750/1$. Weiteres Keimungsstadium einer Triade.
- Fig. 3. $750/1$. Keimende Sporentetraden.
- Fig. 4. $750/1$. Keimende Sporentriade, a 24 Stunden nach der Aussaat in Bierwürze; b 30 Stunden später; c 2 Stunden später; d 18 Stunden später.
- Fig. 5. $400/1$. Fermentpilze der Branntweinhefe. a. *Saccharomyces cerevisiae*; b. Milchsäureferment.
- Fig. 6. $400/1$. *Saccharomyces cerevisiae* aus derselben Branntweinhefe; in Traubenzuckerhefelösung bei 15° C. cultivirt.

Saccharomyces exiguus. Fig. 7 und 8.

- Fig. 7. $350/1$. Vegetation in Lagerbier vom 10.—12. Monat.
- Fig. 8. $350/1$. Ascosporenbildung.

Pharohefe. Fig. 9 und 10.

- Fig. 9. $400/1$. Formen aus Brüsseler Pharohefe; dem Hefenabsatz einer zur Winterszeit eben angekommenen, bis zur Rast der Alkoholgährung abgekühlten Flasche entnommen. a *Saccharomyces cerevisiae*, zum Theil sporenbildend; b *S. ellipsoideus*, sporenbildend.
- Fig. 10. $400/1$. Eigenthümliche Formen aus der gleichen Pharohefe in Biergährung cultivirt, zum Theil wohl = *S. cerevisiae*.

Saccharomyces Pastorianus. Fig. 11—13.

- Fig. 11. $400/1$. Sprossungsformen in untergähriger Würze.
- Fig. 12. $600/1$. Vegetation auf Möhrenscheiben vor der Sporenbildung.
- Fig. 13. $600/1$. Ascosporenbildung.

Saccharomyces conglomeratus. Fig. 14 — 16.

- Fig. 14. $^{600}/_1$. Vegetation in Traubenmost.
 Fig. 15. $^{400}/_1$. Asci mit reifen Sporen.
 Fig. 16. $^{400}/_1$. Keimende Sporencomplexe. a, a Sporendyaden, b, b Triaden. sp. Spore.

Tafel III.

Saccharomyces ellipsoideus. Fig. 1 — 7.

- Fig. 1. $^{600}/_1$. Aus Lössnitzer Jungweingährung abgesetzt; meist ruhend; b todt.
 Fig. 2. $^{300}/_1$. Aus der gleichen Weinhefe. Untergährig cultivirt.
 Fig. 3. $^{300}/_1$. Aus der gleichen Weinhefe. Obergährig cultivirt.
 Fig. 4. $^{400}/_1$. Aus der gleichen Weinhefe. In Traubenzuckerhefelösung auf dem Objectträger bei 15—17° C. cultivirt.
 Fig. 5. $^{600}/_1$. Ascosporenentwicklung. a—d Aufeinanderfolgende Zustände, ähnlich wie in Taf. I. Fig. 15. Bei α Plasmakerne, die nicht Sporen werden.
 Fig. 6. $^{600}/_1$. Sporenreife Asci.
 Fig. 7. $^{600}/_1$. Keimende Sporencomplexe. a Dyaden; b Triaden; c Tetraden.

Aepfelweinhefe. Fig. 8.

- Fig. 8. $^{400}/_1$. Sporenbildende *Saccharomyces*formen aus Thüringischer Aepfelweinhefe; a *S. ellipsoideus*; die übrigen Formen unbestimmt. Bei d die Asci mit ihren leeren, abgestorbenen Mutterzellen in eigenthümlichem Zusammenhang. (Vergl. S. 78 Anm. **)

Saccharomyces apiculatus. Fig. 9—12.

- Fig. 9. $^{600}/_1$. Vegetation im Traubenmost, im Beginn der Hauptgährung.
 Fig. 10. $^{600}/_1$. Vegetation zu Ende der Hauptgährung des Weines.
 Fig. 11. $^{600}/_1$. Verschiedene Vegetationsformen auf Möhrenscheiben. — sp. Sporenbildung??
 Fig. 12. $^{350}/_1$. Ruhende Form aus Nachgährungsweinhefe.

Rothweinhefe. Fig. 13.

- Fig. 13. $^{350}/_1$. Fermentpils? aus pfälzischer Rothweinhefe. Todt.

Tafel IV.

Mucor Mucedo und racemosus. Fig. 1—7.

- Fig. 1. $\frac{350}{1}$. Normale Keimung der Sporen von *Mucor racemosus* auf 5 procentiger Traubenzuckerhefelösung, 24 Stunden nach der Aussaat.
- Fig. 2. $\frac{350}{1}$. Sporen des gleichen *Mucor* in Traubenzuckerhefelösung untergetaucht keimend. 30 Stunden nach der Aussaat. Bildung von „Kugelhefe“. sp Spore. k Sprossungen statt gewöhnlicher Keimschläuche
- Fig. 3. $\frac{350}{1}$. Spore und Keimschlauch von *M. racemosus* in Traubenzuckerhefelösung. 46 Stunden nach der Aussaat. sp Spore; ks Keimschlauch; k, k Sprossungen.
- Fig. 4. $\frac{350}{1}$. Aehnlicher Zustand. sp Spore.
- Fig. 5. $\frac{350}{1}$. Sporen von *Mucor Mucedo* auf Apfelscheiben mager keimend. Gemmenbildung an den schlecht ernährten Keimschläuchen.
- Fig. 6. $\frac{350}{1}$. Stück eines alten Myceliumfadens von *Mucor Mucedo*. Eine Gemme in der Mitte.

Oidium lactis. Fig. 7 und 8.

- Fig. 7. $\frac{350}{1}$. Normale Keimung der Conidien.
- Fig. 8. $\frac{350}{1}$. Abnorme Keimung der Conidien im Traubensaft. Conidien zum Theil rundlich angeschwollen, mit Sporen von *Penicillium glaucum* fast zu verwechseln. Die Keimschläuche bilden aus ihrer Spitze wieder gewöhnliche Conidien.

Peziza Fuckeliana. Fig. 9.

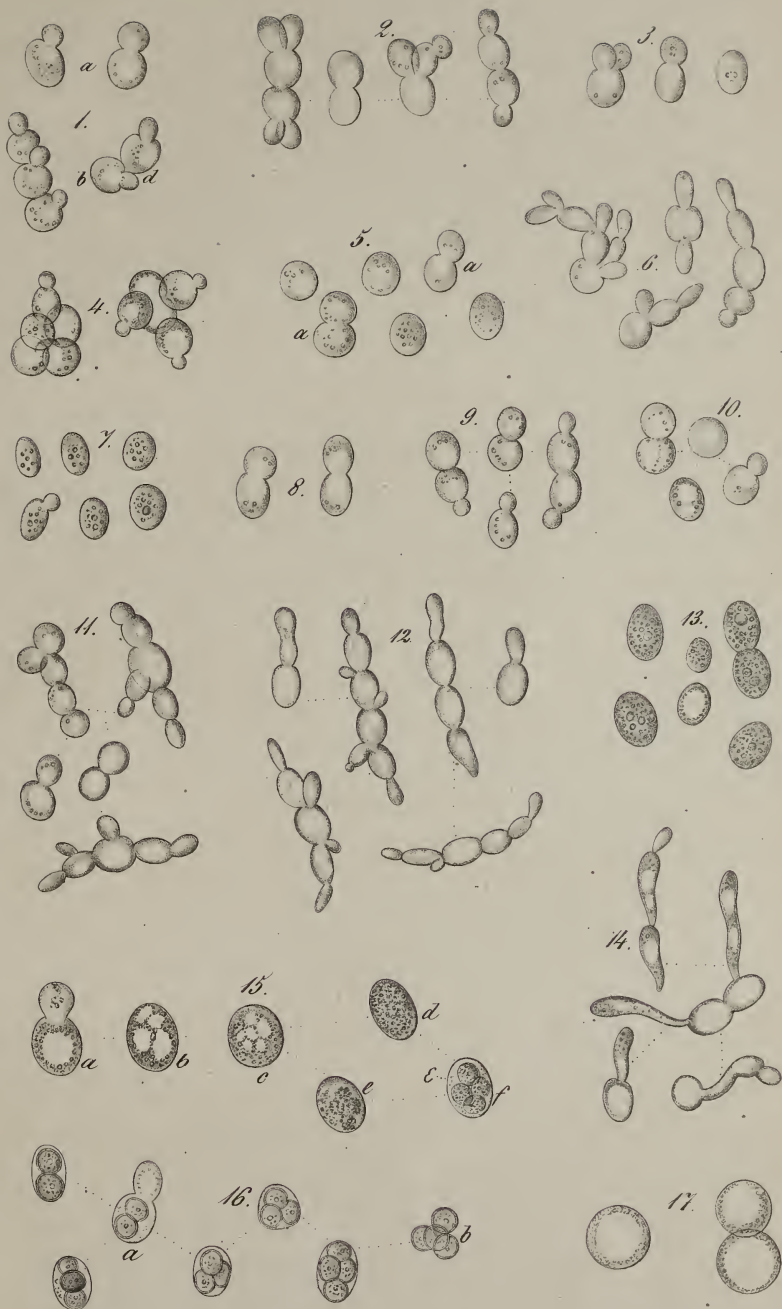
- Fig. 9. $\frac{350}{1}$. Conidien (sogenannte *Botrytis acinorum*); a todt in Nachgärungsweinhefe; b unterdrückter Keimungszustand aus Weinmosthauptgärung.

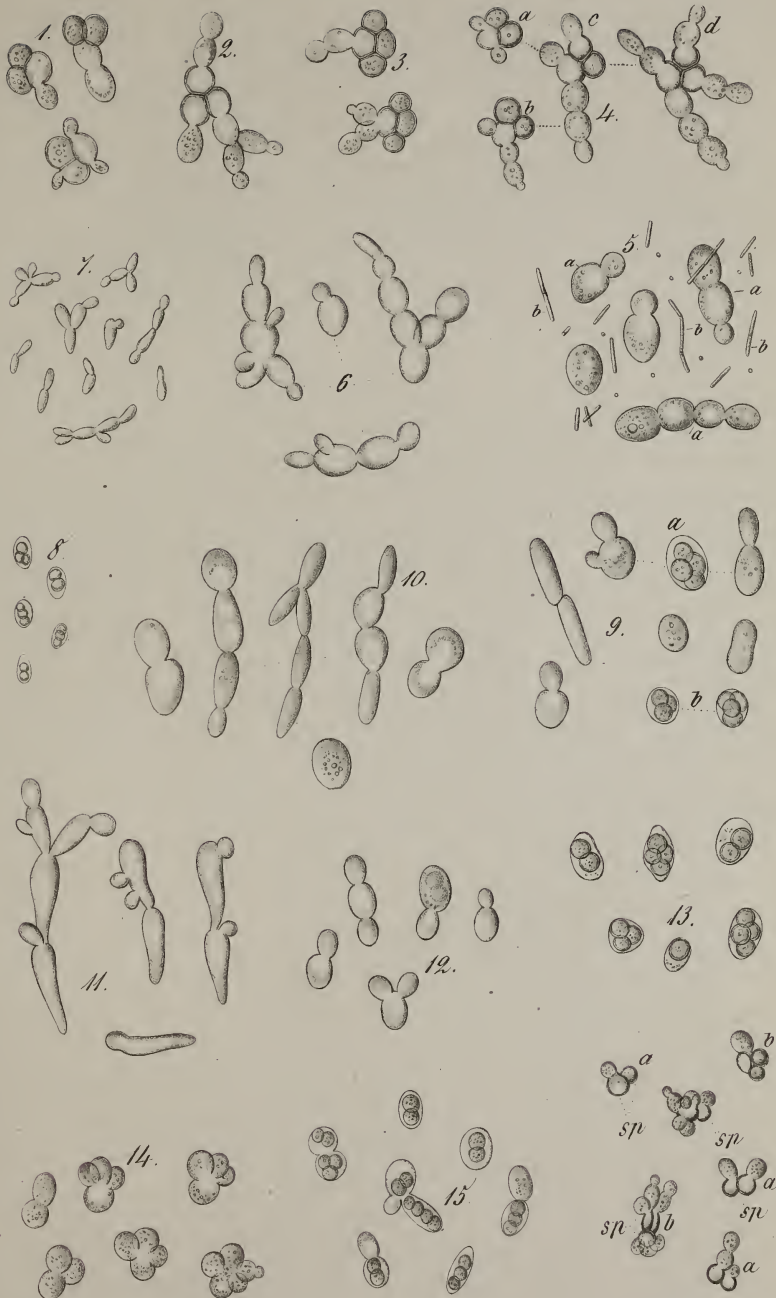
Saccharomyces Mycoderma. Fig. 10 und 11.

- Fig. 10. $\frac{350}{1}$. Vegetation auf kahmigem Rothwein.
- Fig. 11. $\frac{350}{1}$. Der Pellicula einer Bierhefecultur auf Möhre entnommen.

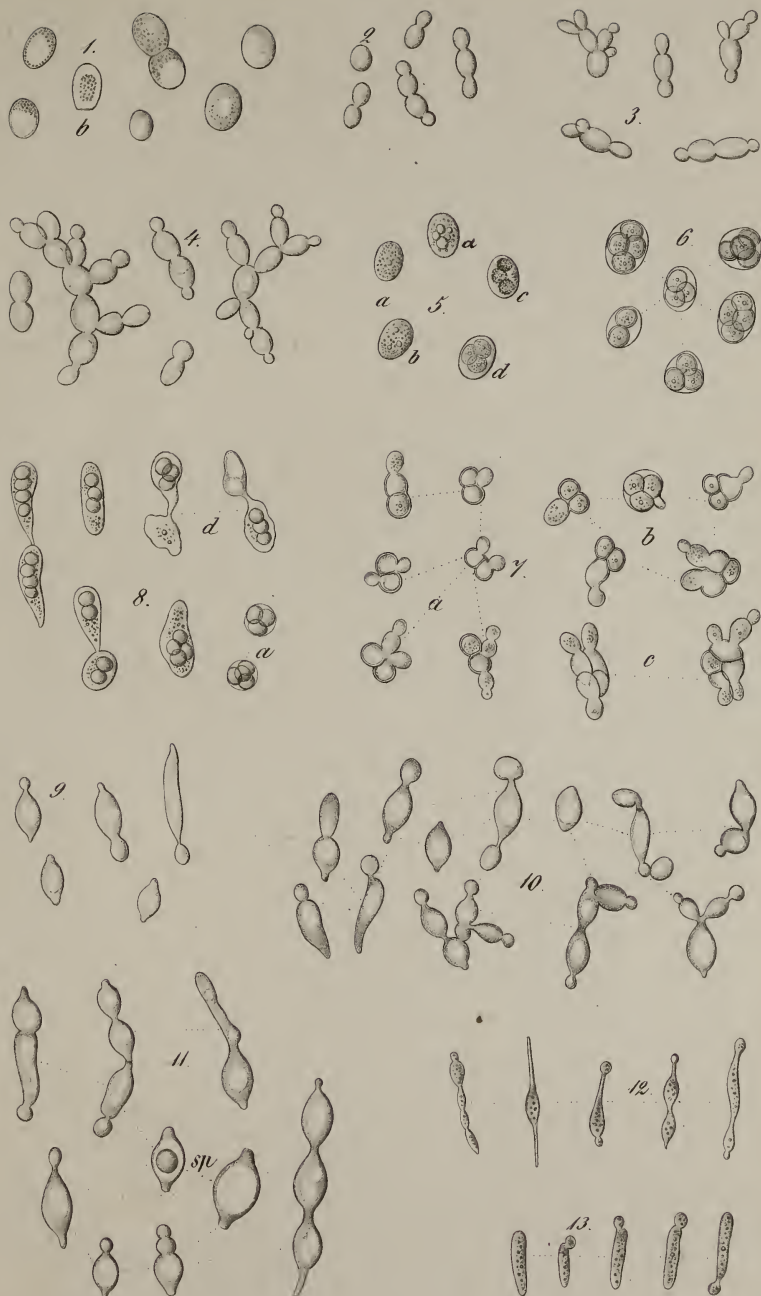
Endomyces decipiens. Fig. 12.

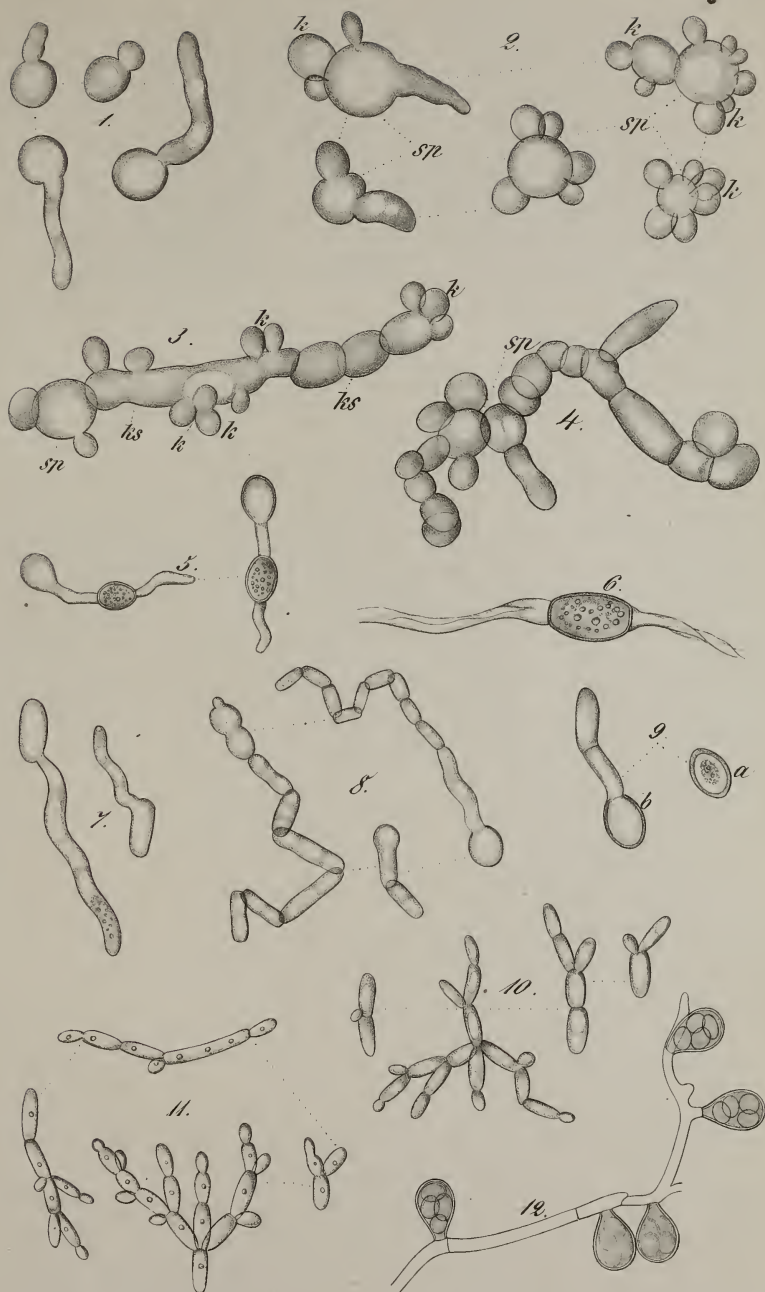
- Fig. 12. $\frac{390}{1}$. Myceliumstück mit theils sporenbildenden, theils sporenenreife Ascis. (Nach de Bary, Botan. Ztg. 1859. XIII. 21.)



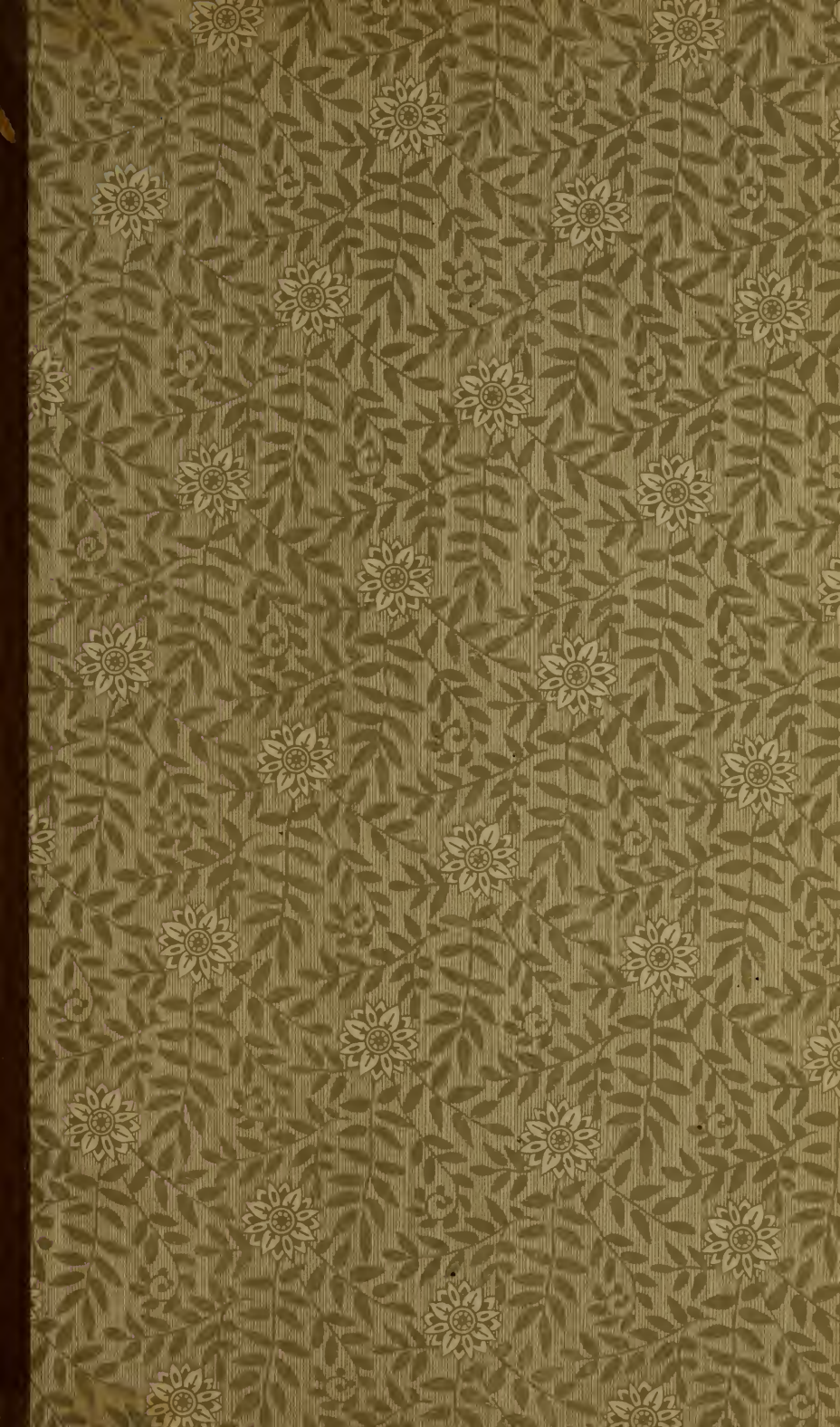












UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA



3 0112 072662858